

Série A - N° 1504
N° d'ordre 2370

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Aurélian VLADESCO

ASSISTANT A L'INSTITUT BOTANIQUE DE BUCAREST

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES
SUR L'EMBRYOGÉNIE ET L'ORGANOGENIE DES
FOUGÈRES LEPTOSPORANGIÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *23 octobre* 1934, devant la Commission d'examen

MM. CAULLERY.....	<i>Président,</i>
GUILLIERMOND....	} <i>Examineurs.</i>
DAUPHINÉ.....	

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1934

Série A - N° 1504
N° d'ordre 2370

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Aurélian VLADESCO

ASSISTANT A L'INSTITUT BOTANIQUE DE BUCAREST

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES
SUR L'EMBRYOGÉNIE ET L'ORGANOGENIE DES
FOUGÈRES LEPTOSPORANGIÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **1934, devant la Commission d'examen**

MM. CAULLERY.....	<i>Président,</i>
GUILLIERMOND....	} <i>Examineurs.</i>
DAUPHINÉ.....	

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1934

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

<i>Doyen honoraire.</i>	M. MOLLIARD.	
<i>Doyen.....</i>	C. MAURAIN, <i>Professeur</i> , Physique du globe.	
<i>Professeurs honoraire</i>	H. LE CHATELIER.	Léon BRILLOUIN.
	H. LEBESGUE.	GOURSAT.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.
	A. LEDUC.	GUILLET.
	Emile PICARD.	PECHARD.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET....T	Electrotechnique générale.	E. DARMOIS.....	Physique.
G. BERTRAND. T	Chimie biologique.	A. DEBIERNE....	Radioactivité.
M. CAULLERY. T	Zoologie (Évolution des êtres organisés)	A. DUFOUR....T	Physique (P. C. N.)
G. URRAIN....T	Chimie générale.	L. DUNOYER....	Optique appliquée.
Émile BOREL...T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIER-MOND...T	Botanique (P. C. N.).
L. MARCHIS...T	Aviation.	M. JAVILLIER....	Chimie biologique.
Jean PERRIN...T	Chimie physique.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
H. ABRAHAM...T	Physique.	ROBERT-LÉVY...	Zoologie.
E. CARTAN....T	Géométrie supérieure.	H. MOUTON....	Chimie physique.
M. MOLLIARD...T	Physiologie végétale.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE...T	Physiologie générale.	Henri VILLAT. T	Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT...T	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	Ch. JACOB.....T	Géologie.
A. COTTON....T	Physique.	P. PASCAL....T	Chimie minérale.
J. DRACH....T	Analyse supérieure.	M. FRÉCHET...T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Charles FABRY. T	Physique.	E. ESCLANGON. T	Astronomie.
Charles PÉREZ. T	Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS...	Chimie organique.
Léon BERTRAND. T	Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN ...T	Mécanique physique et expérimentale.
É. BLAISE....T	Chimie organique.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
R. LESPIEAU...T	Théories chimiques.	PAUTHENIER...	Physique (P. C. N.).
P. PORTIER...T	Physiologie comparée.	De BROGLIE...T	Théories physiques.
E. RABAUD....T	Biologie expérimentale	CHRÉTIEN	Optique appliquée
P.A.DANGEARDT	Botanique.	P. JOB	Chimie générale.
V. AUGER....T	Chimie appliquée.	LABROUSTE....	Physique du Globe.
M. GUICHARD...T	Chimie minérale.	PRENANT.....	Zoologie.
Paul MONTEL...T	Mécanique rationnelle.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
P. WINTREBERTT	Anatomie et histologie comparées.	BOHN.....	Zoologie. (P. C. N.)
L. BLARINGHEMT	Botanique.	COMBES.....	Sciences nat. (P. C. N.)
O. DUBOSCQ...T	Biologie maritime.	GARNIER	Mécanique rationnelle.
G. JULIA.....T	Mécanique analytique.	PÉRÈS	Mécanique des fluides
C. MAUGUIN...T	Minéralogie.	HACKSPILL....	Chimie (P. C. N.)
A. MICHEL-LÉVY.	Pétrographie.	LAUGIER	Physiologie générale.
H. BÉNARD....T	Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT....	Technique Aéronaut.
A. DENJOY....T	Calcul différentiel et calcul intégral.	M. CURIE.....	Physique (P. C. N.)
L. LUTAUD....T	Géographie physique et géologie dynamique.	G. RIBAUD....T	Hautes températures.
Eugène BLOCH. T	Physique théorique et physique céleste.	CHAZY.....	Mathématiques.
G. BRUHAT.....	Physique.	GAULT.....	Chimie (P. C. N.).
		CROZE.....	Physique.
		DUPONT.....	Chimie. (P. C. N.).
		LANQUINE.....	Géologie.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire... D. TOMBECK.



A mes parents et aux miens.

A mes amis.

A tous mes Professeurs.





Digitized by the Internet Archive
in 2026

INTRODUCTION

L'étude du développement ontogénique des Fougères, particulièrement des Polypodiacées, fut en grand honneur à l'époque où HOFMEISTER montra la véritable origine de l'embryon dans ce groupe et formula sa théorie de l'alternance des générations.

A la suite des recherches de cet auteur et de ceux qui le suivirent s'est établie la conception qu'il y a une relation obligatoire entre les premiers cloisonnements de l'œuf et la séparation des organes végétatifs de l'embryon ; dans les recherches d'embryogénie comparée, qui s'étendaient parfois non seulement aux différents groupes de Ptéridophytes, mais aussi aux Mousses et aux Hépatiques, le développement embryonnaire des Polypodiacées était considéré comme type fondamental (KIENITZ-GERLOFF, VOUK, etc.).

Plus tard, lorsque le développement de l'embryon fut mieux connu dans d'autres groupes de Ptéridophytes, notamment chez les Lycopodiacées, cette manière de voir, ne pouvant pas être généralisée devenait caduque.

D'autre part, chez les Fougères elles-mêmes les descriptions des auteurs manquaient de précisions ou révélaient des contradictions sur certains points fondamentaux, tels que la formation des premiers segments, leur valeur organogénique et l'individualisation des premiers organes du sporophyte.

Etant donné ces lacunes et ces contradictions, il est surprenant que les traités de Botanique, même ceux qui font une large part à la Morphologie des Fougères, non seulement conservent l'esprit de l'interprétation des anciens auteurs, mais considèrent le développement embryonnaire de ces plantes comme très régulier. Parfois même aucune mention n'y est faite des cas regardés comme exceptions dans les mémoires anciens.

Les conceptions relativement récentes de « phyllorhize » et de

« primitive-spindle », ou les critiques et investigations nouvelles qu'elles ont suscitées ont fait ressortir les contradictions et les lacunes des travaux antérieurs, remis même en discussion certains faits sur lesquels l'accord semblait établi et montré la nécessité d'une documentation plus précise et plus étendue sur l'ontogénie des Fougères.

Notre mémoire est une contribution à cette étude.

En abordant ces recherches, nous nous sommes demandé si les contradictions dans les mémoires antérieurs étaient dues au choix d'espèces différentes ou à l'insuffisance de la technique ou encore à une plasticité possible du jeune sporophyte vis-à-vis des facteurs extérieurs. C'est pourquoi nous avons étendu notre travail à de nombreuses espèces, appartenant à des familles différentes, appliqué les méthodes modernes d'investigation et recherché par la méthode expérimentale dans quelle mesure les facteurs extérieurs peuvent modifier l'ontogénie normale.

Le présent travail est divisé en deux parties.

La première est consacrée à l'étude du développement en conditions normales de culture. Nous envisageons dans un premier chapitre le développement de l'embryon à partir du zygote et l'individualisation des premiers organes végétatifs en nous arrêtant à la vascularisation ; de plus, l'une des espèces étudiées, nous fournit l'occasion d'observer des faits particulièrement intéressants pour la connaissance du phénomène d'apogamie chez les Fougères. Dans un deuxième chapitre nous étudions l'édification des plantules à partir de la première vascularisation en insistant principalement sur l'origine et les rapports des feuilles et des racines successives en vue d'examiner la valeur de la notion de phyllorhize.

La seconde partie est consacrée aux recherches expérimentales. Dans le premier chapitre nous étudions le développement de quelques espèces de Fougères en cultures pures sur milieu minéral liquide, à partir de la spore jusqu'à la formation des plantules à plusieurs feuilles et à plusieurs racines. Dans un deuxième chapitre de cette partie expérimentale nous nous occupons des phénomènes de régénération au cours de l'ontogénèse ce qui nous permet de préciser la corrélation des organes et de reconnaître certains faits intéressants concernant l'aposporie chez les Fougères.

Dans chaque chapitre la description des faits est précédée d'un exposé bibliographique et suivie d'un résumé.

Les indications concernant le matériel et la technique sont données au début du travail et le mémoire se termine par une récapitulation des faits importants et par des conclusions générales.

*
* *

Nos recherches ont été poursuivies alternativement au laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Lyon, au laboratoire d'Embryogénie et Organographie végétales de l'École des Hautes-Etudes à Paris et au laboratoire de M. le Professeur A. GUILLIERMOND à la Faculté des Sciences de Paris.

C'est un très agréable devoir pour nous d'exprimer ici notre gratitude à tous ceux qui de différentes manières ont favorisé notre travail.

Nous prions M. le Professeur J. BEAUVÉRIE, directeur du laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Lyon, d'agréer l'expression de nos sentiments de respectueuse reconnaissance du bienveillant accueil qu'il nous a fait dans son laboratoire et des précieux conseils et encouragements qu'il nous a donnés. Nous n'oublierons pas l'honneur qu'il nous a fait en nous attribuant un prix GANDOGÉ pour l'année 1932.

A notre excellent ami, M. A. TRONCHET, docteur ès-Sciences, Assistant au même laboratoire, qui fut bien souvent notre Maître, nous adressons nos sentiments de vive gratitude et d'inaltérable affection. A M. FAUCHERON, Directeur du Parc de la Tête d'Or, qui nous a accordé toutes les facilités pour nos cultures de Fougères nous adressons nos vifs remerciements. Nous remercions également M. H. DES GAYETS, chef de travaux à la Faculté des Sciences de Lyon, pour l'intérêt qu'il a prêté à notre travail et la bienveillance qu'il nous a toujours montrée au laboratoire.

Au laboratoire d'Embryogénie et d'Organogénie de l'École des Hautes Études de Paris nous avons contracté une grande dette de reconnaissance envers M. A. DAUPHINÉ, tant pour l'accueil très bienveillant qu'il nous a réservé dans son laboratoire que pour les critiques et conseils compétents qu'il nous a prodigués.

Nous exprimons notre vive gratitude à M. A. GUILLIERMOND, Professeur à la Sorbonne, pour ses nombreux conseils d'ordre cytologique qui nous ont été fort précieux pour le présent travail et que nous espérons mettre largement à profit dans des recherches ultérieures.

Nous sommes profondément reconnaissant à M. le Professeur M. CAULLERY, Membre de l'Institut, pour l'honneur qu'il a bien voulu nous faire en acceptant la présidence du jury de notre thèse.

Nous remercions bien vivement M. le Professeur MOLLIARD, Membre de l'Institut, qui a bien voulu présenter à l'Académie des Sciences les Notes préliminaires où nous avons consigné nos premiers résultats et nous faire l'honneur d'accepter ce mémoire dans la Revue Générale de Botanique. Nous sommes reconnaissant à M. R. COMBES, professeur à la Sorbonne, pour l'intérêt qu'il a bien voulu prendre à notre travail.

Notre reconnaissance va également à M. le Professeur R. DOUIN pour les critiques et les précieux encouragements qu'il a bien voulu nous donner.

A nos premiers Maîtres, M. le Professeur M. VLADESCO, Directeur de l'Institut Botanique de Bucarest et M. SIM. ST. RADIAN, Professeur de Botanique à la Faculté des Sciences, qui ont orienté nos recherches dans le domaine de la Morphologie végétale, nous exprimons notre inaltérable reconnaissance et notre respectueuse affection.

Nous remercions le grand ptéridologiste F. O. BOWER, Professeur à l'Université de Glasgow, qui a bien voulu nous encourager lorsque nous avons entrepris ces recherches.

Avant d'aborder ce travail nous adressons l'hommage de notre reconnaissance à la mémoire de l'illustre anatomiste G. CHAUVEAUD qui, au cours de notre séjour à Paris, a bien voulu nous faire bénéficier de ses conseils bienveillants et de ses critiques et nous marquer ainsi l'intérêt qu'il prenait à notre travail.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

I. — Nos recherches ont porté sur les espèces suivantes :

Polypodiacées :

Gymnogramme sulphurea Desv.
Gymnogramme argentea Me t.
Aspidium Filix-mas Sw. (= *Polystichum Filix-mas* Roth.).
Athyrium Filix-foemina (L.) Roth.
Dryopteris parasitica. Ktz.
Pteris aquilina L.
Scolopendrium vulgare, Sm.
Ceterach officinarum, Willd.
Cystopteris fragilis Bernh.
Pellaea viridis (Forsk) Prantl.
Microlepia hirta (Klf.) Pr.
Microlepia hirsuta (J. Sm.) Pr.
Blechnum orientale L.
Blechnum fraxineum Willd.
Asplenium nidus L.
Drymoglossum heterophyllum (L.) C. Chr.
Diplazium celtidifolium. Kze.
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.

Cyatheacées :

Cyathea dealbata (Forst.) Sw.
Alsophila australis. R. Br.
Cibotium sp.

Parkeriacées :

Ceratopteris thalictroides (L.) Brongn.

Schizeacées :

Lygodium japonicum (Thbg.) Sw.
Anemia Phyllitidis (L.) Sw.

Hymenophyllacées :

Hymenophyllum tunbridgense (L.) Sm.

La plus grande partie du matériel qui fait l'objet de cette étude a été obtenue en culture, à partir de la spore ; une faible part seulement a été récoltée en excursion.

Méthode de culture. — Pour obtenir les spores d'une espèce voulue, dépourvues de germes étrangers, les frondes ou des fragments de celles-ci ayant des sporanges mûrs, sont lavés dans l'eau oxygénée pendant quelques minutes, puis desséchés dans des tubes à essais ou des boîtes de PETRI stérilisés où les spores ont été recueillies. Ce mode de récolte des spores nous semble préférable à celui recommandé par PERRIN qui conseille de passer les feuilles dans une solution de sublimé à 2 pour 1.000 pendant 10 minutes environ ; malgré le lavage qui suit, il reste très souvent des traces de sublimé qui deviennent nuisibles à la germination des spores.

Les spores ainsi obtenues sont ensemencées soit sur de la terre de bruyère, soit dans des solutions nutritives minérales.

La terre de bruyère est stérilisée, puis desséchée ; elle est mise dans des petits pots également stérilisés et recouverts d'un couvercle de boîte de PETRI. Après l'ensemencement des spores, les pots sont placés dans l'eau jusqu'à une hauteur de 1 centimètre environ.

Comme milieu nutritif minéral nous avons utilisé celui de MARCHAL et celui de KNOP ainsi que différentes modifications de ce dernier. Les milieux liquides placés dans des tubes à essais et dans des flacons à fond plat, bouchés au coton, sont ensuite stérilisés. Les spores ensemencées dans ces milieux flottent à la surface du liquide et une faible partie seulement est submergée.

Toutes ces cultures, faites à plusieurs reprises et à différentes époques de l'année, ont été maintenues à la lumière solaire indirecte et à une température variant de 22° C à 30° C. Dans ces conditions, pour la plupart des Fougères leptosporangiées que nous étudions, les spores germent au bout de 5 à 10 jours. Les premiers prothalles qui arrivent à un développement complet produisent des embryons et des jeunes plantules trois mois environ après l'ensemencement.

*
* *

II. — Le matériel, embryons et plantules, est fixé dans le liquide de BOUIN pour l'étude anatomique, dans celui de REGAUD et dans celui de BENDA-MEVES, pour l'étude cytologique. Les fixateurs de HELLY et de FLEMMING ne nous ont servi que très rarement.

La durée de fixation dans le liquide micro-formol-acétique de BOUIN est en général de 24 heures ; mais pour les prothalles portant

des embryons très jeunes, 12 heures suffisent pour assurer une bonne fixation.

Pour la fixation d'après la méthode de REGAUD, les objets séjournent de 3 à 5 jours dans le mélange de bichromate de K (8 parties) et de formol (2 parties); ensuite ils sont postchromisés dans une solution de bichromate de K à 4 % pendant 5 à 15 jours. Après la postchromisation le lavage est fait à l'eau courante pendant 24 heures.

Le fixateur de BENDA est employé suivant les indications que donne de LITARDIÈRE. Pour les jeunes embryons, la durée de fixation dans ce liquide est de 12 heures; ensuite les objets subissent un lavage à l'eau courante pendant deux heures, au maximum.

Après la fixation, les objets sont déshydratés et inclus à la paraffine. La déshydratation est faite par un passage de 10 à 15 minutes dans chacun des alcools faibles, une demi-heure dans l'alcool à 95° et une demi-heure également dans l'alcool absolu.

Les objets déshydratés sont laissés pendant une heure dans un bain de xylol, en renouvelant deux fois le liquide. Ensuite ils sont placés pendant une heure et demie ou deux heures dans de la paraffine pure fondue dans l'étuve à 56-58°.

L'orientation des objets dans les blocs est faite sous le microscope binoculaire. Dans ce cas, l'emploi de verres de montre au fond desquels on colle une bande de papier par rapport à laquelle on fait l'orientation, nous paraît très pratique. Aussi obtenons-nous des coupes parfaitement orientées dans les embryons encore renfermés dans l'enveloppe archégoniale.

Les coupes, effectuées à 2 et 5 μ , sont colorées, presque toujours, à l'hématoxyline ferrique; très rarement la safranine ou d'autres colorants sont employés. Pour mettre mieux en évidence la membrane cellulaire dans l'embryon et dans les méristèmes des plantules, après la coloration à l'hématoxyline ferrique, nous avons employé une solution très faible de rouge de Ruthénium, qui colore la membrane cellulo-pectique des jeunes cellules.

Pour l'étude de l'appareil vasculaire, nous employons d'une part la méthode des coupes à main levée, passage à l'eau de Javel et coloration au carmino-vert ou à la fuchsine, d'autre part la méthode des coupes en série avec javelisation et coloration préalables.

Tous les dessins sont faits à la chambre claire d'ABBE.

PREMIÈRE PARTIE

DÉVELOPPEMENT ONTOGÉNIQUE
DU SPOROPHYTE
EN CONDITIONS NORMALES

CHAPITRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT DE L'EMBRYON

I. HISTORIQUE

La reproduction des Fougères par spores est indiquée pour la première fois par MORISON dans son *Historia plantarum* (1699). Cet auteur observe que les spores de Scolopendreensemencées sur de la terre humide produisent de nombreuses plantules ayant au début une délicate feuille ronde.

Mais c'est ERHART qui, en 1788, montra d'une façon précise que la formation d'une Fougère parfaite est précédée par le développement d'un organe d'aspect foliacé, profondément lobé. Sur la face inférieure de celui-ci, derrière l'échancrure, est attachée la plantule.

La découverte de l'embryon enfermé dans le tissu du prothalle fut réalisée par BISCHOFF (1842). Cet auteur observe que sur la face inférieure du prothalle, au voisinage de l'échancrure, se produit une protubérance cellulaire d'où sortent la première feuille dans la direction antérieure et la première racine dans la direction postérieure. A la base de la racine persiste, comme une sorte d'enveloppe, la membrane rompue de la protubérance cellulaire. BISCHOFF représente aussi une anthéridie, mais n'en fait aucune mention.

NÄGELI découvre en 1844 l'anthéridie et les anthérozoïdes des Fougères et donne une description de leur origine et de leur développement en faisant ressortir les ressemblances avec les organes analogues des Muscinées. L'anthéridie est considérée comme organe mâle, mais l'auteur ne peut pas expliquer la relation de cet organe avec la fécondation. Il observe aussi des archégones de Fougères mais les représente comme des amas d'anthéridies.

C'est à SUMINSKI que revient le mérite de découvrir, en 1848, la véritable nature de l'archégone. L'embryon de la plante feuillée se forme à l'intérieur d'un organe qu'il appelle *ovula*. Il reconnaît que pour provoquer le développement de l'embryon, l'entrée d'un ou plusieurs anthérozoïdes est nécessaire. Mais l'auteur décrit d'une façon erronée la constitution de l'archégone, la fécondation et même la formation de l'embryon qu'il prend pour un endosperme. Les erreurs commises par SUMINSKI sont vraisemblablement dues au fait que dans le matériel étudié par cet auteur il y avait des embryons nés par apogamie.

La découverte de SUMINSKI est rendue plus précise par HOFMEISTER. En 1849, ce savant confirme le point principal de cette découverte, c'est-à-dire le développement de l'embryon à l'intérieur de l'« *ovula* » et montre que l'« *endosperme* » observé par SUMINSKI est en réalité la jeune plante.

D'autre part, il insiste sur la ressemblance des anthéridies et des archégones des Mousses et des organes analogues des Fougères. Bien plus, il reconnaît que le développement de l'embryon, dans ses parties essentielles, est le même dans les deux groupes. Dans les deux cas, la marche de la végétation subit une discontinuité. A l'intérieur de l'archégone, après la pénétration de l'anthérozoïde, se forme un corps cellulaire indépendant, morphologiquement distinct de la plante mère.

Les opinions de l'illustre morphologiste furent confirmées, l'année suivante, par SCHACHT, MERCKLIN et METTENIUS, qui ajoutèrent d'autre part des observations plus précises sur le développement de l'archégone et sur la fécondation.

Dans *Vergleichende Untersuchungen* de 1851, HOFMEISTER donne un développement plus ample à ses opinions exprimées deux ans avant.

Il décrit aussi (1851 et 1857), d'une façon plus détaillée, le

développement de l'embryon à partir de l'œuf chez *Aspidium Filix-mas* et *Pteris aquilina*. La première paroi, presque perpendiculaire à la direction longitudinale du prothalle, divise l'œuf en une cellule antérieure et une postérieure. La deuxième cloison partage l'embryon en « quatre cellules ayant la forme de segments de sphère placés dans un plan vertical qui passe par l'axe longitudinal du prothalle ». L'inclinaison de cette deuxième paroi varie sensiblement dans les deux espèces, ce qui entraînerait des différences dans le développement ultérieur des quadrants. Dans les deux espèces, la première feuille et le point végétatif de la tige se forment à partir de la cellule antéro-inférieure ; mais tandis que chez *Aspidium Filix-mas* la cellule-mère de la racine est opposée à celle de la tige, chez *Pteris aquilina*, elle se trouve à côté (1). D'autre part, chez *Aspidium Filix-mas* « l'axe primaire avorté », le pied, se développe à partir d'une seule cellule quadrante (quadrant postéro-supérieur) tandis que dans *Pteris aquilina* cet organe résulte des deux cellules supérieures.

PRINGSHEIM étudie ensuite (1863) le développement embryonnaire chez *Salvinia natans*. Il considère comme tige l'œuf tout entier et, par conséquent, les premiers segments séparés comme dans l'initiale de la tige adulte. Une première cloison perpendiculaire à la ligne médiane du prothalle et à sa surface de base, sépare un segment postérieur qui produira entièrement le pied, et un segment antérieur plus grand qui représente la tige. Par une cloison perpendiculaire à la première et à l'axe de l'archégone, la cellule antérieure sépare un deuxième segment, qui produira la première feuille, et continue ensuite à se diviser comme initiale de tige.

En 1865, HANSTEIN décrit le développement de *Marsilia salvinia*. L'oosphère fécondée produit d'abord une membrane ; elle se divise ensuite par une paroi verticale située dans l'axe de l'archégone, en deux cellules un peu inégales. L'une antérieure, plus grande, représente la tige ; l'autre, postérieure, est considérée comme racine. Par une deuxième paroi, horizontale, la cellule-tige sépare le quadrant de la première feuille, tandis que la cellule-racine sépare le quadrant du pied. Le quadrant de la feuille et celui de la racine se

(1) Cette erreur est manifestement due à une orientation défectueuse des coupes ainsi que le montrent les dessins de l'auteur.

trouvent du côté du col de l'archégone, ceux de la tige et du pied occupant le fond de celui-ci. Ensuite chaque quadrant se divise parallèlement à la première paroi.

Ainsi, HANSTEIN admet en quelque sorte l'opinion de PRINGSHEIM considérant la moitié antérieure de l'embryon bicellulaire comme cellule initiale de la tige et confirme d'autre part les observations de HOFMEISTER en ce qui concerne l'orientation des quadrants dont il décrit le développement avec plus de précision. Une année plus tard, il publie une étude sur *Pilularia globulifera* dont le développement embryonnaire est comparable à celui de *Marsilia*.

En 1875, JANCZEWSKI et ROSTAFINSKI, examinant les prothalles de *Hymenophyllum tunbridgense* ont trouvé un archégone fécondé depuis peu et ont observé que dans « la cellule embryonnaire » qui était déjà partagée en plusieurs cellules, la première division s'était opérée parallèlement à l'axe de l'archégone.

D'après KNY (1875), le développement embryonnaire chez *Ceratopteris thalictroides* diffère de celui des Fougères précédemment étudiées. Les quadrants sont placés dans un plan parallèle à la surface du prothalle. Les deux quadrants de la moitié antérieure sont employés à la constitution de la première feuille tandis que le point végétatif de la tige apparaît plus tard, comme une formation latérale à la base de cette feuille.

En 1876, KIENITZ-GERLOFF, examine comparativement les premières divisions dans l'embryon des Polypodiacées, Marchantiacées et Riccia, qui se produisent presque exactement dans le même ordre et la même direction. Il en va de même dans les autres embryons de Fougères dont le développement est connu (Ex. *Ceratopteris*, *Salvinia*, *Marsilia*, *Pilularia*).

GOEBEL (1877) observe que l'embryon de *Gymnogramme leptophylla* est partagé en quadrants orientés comme l'avait montré HOFMEISTER ; mais les stades qu'il étudie sont trop avancés pour qu'il puisse préciser l'ordre d'apparition des premières parois qui ne sont distinctes des autres que par une épaisseur relativement plus grande. L'auteur considère comme probable l'origine du pied à partir des deux quadrants supérieurs, comme dans *Pteris aquilina* sans qu'il puisse l'affirmer avec certitude.

VOUK (1877) donne une description plus détaillée du développement embryonnaire chez *Asplenium Shepherdii*. La première

paroi, qu'il appelle paroi basale, sépare l'œuf en une moitié antérieure ou épibasale, considérée comme tige, et une postérieure ou hypobasale, donnant la racine. La paroi quadrante des auteurs, perpendiculaire à la première et à l'axe de l'archégone, ne se forme pas toujours en deuxième lieu. Elle peut être précédée, dans certains cas, par une paroi située à la fois dans l'axe de l'archégone et dans la direction longitudinale du prothalle (c'est la paroi dite octante). Aussi l'auteur propose-t-il les termes de parois transversale et médiane, pour remplacer ceux de parois quadrante et octante qui ne correspondent pas toujours aux faits.

Après la formation des octants, apparaît, dans chaque hémisphère, une paroi à peu près parallèle à la paroi basale. Ces parois, appelées épibasale et hypobasale, déterminent respectivement une zone épibasale (*Epibasalglied*) et une zone hypobasale (*Hypobasalglied*), en contact l'une avec l'autre, et deux calottes, une antérieure et une postérieure. Ainsi l'embryon est partagé en quatre étages formés chacun de quatre cellules. A partir de ce stade, il y a dans le développement des octants une divergence qui conduit à la formation de la tige et de la première feuille, dans la moitié épibasale, à celle du pied et de la racine dans la moitié hypobasale. La première feuille résulte du développement égal des deux octants inférieurs de l'hémisphère épibasal, tandis que la tige se forme à partir d'un seul des octants supérieurs, l'autre étant attribué à la deuxième feuille. Dans la moitié postérieure, la cellule-mère de la racine se forme dans l'un des octants inférieurs, tandis que les deux octants supérieurs sont destinés entièrement à la formation du pied; l'auteur ne peut pas préciser si une partie du quadrant antéro-supérieur participe à la formation de cet organe. La paroi médiane est par conséquent médiane pour la première feuille et pour le pied, tandis que l'initiale de la racine et probablement celle de la tige (dont l'auteur ne peut pas préciser la différenciation) se forment latéralement par rapport à cette paroi.

VOUK admet, sans que ses dessins le prouvent, qu'après la séparation des deux disques épibasal et hypobasal il se forme un prisme central, à base carrée (le carré fondamental), constitué de huit cellules. Ces cellules produiraient le cylindre central de la première portion de tige.

KIENITZ-GERLOFF (1878) décrit le développement de l'em-

bryon chez *Pteris serrulata*, *Aspidium* sp., *Adiantum cuneatum* et *Gymnogramme chrysophila*. Les deux premières parois de division qui partagent l'œuf en quadrants apparaissent comme dans les espèces décrites par HOFMEISTER et HANSTEIN ; la troisième paroi est perpendiculaire aux deux précédentes et sépare les quadrants en octants. Dans chacun des quadrants attribués à la première feuille, à la racine et à la tige il se forme une initiale ; mais l'auteur n'observe que d'une manière incomplète la différenciation et le fonctionnement de ces initiales. L'initiale de la première feuille apparaît en coin avec deux faces de division ; celle de la racine se divise suivant trois ou quatre directions et se montre bien distincte dès le début, tandis que celle de la tige n'apparaît distincte que lorsque la première feuille est déjà saillante.

La même année (1878), LEITGEB examine les premiers stades du développement embryonnaire chez *Marsilia* et *Salvinia* et constate que contrairement aux opinions de HANSTEIN et de PRINGSHEIM la formation des octants a lieu également dans ces deux espèces. Bien plus, chez *Marsilia*, la paroi médiane (octante) peut se former avant la paroi transverse (quadrante). Au stade octocellulaire l'embryon des deux espèces ressemble donc à celui des Polypodiacées ; jusqu'à ce stade on devrait le considérer comme un *thallome* car la différenciation des organes commence après la formation des octants. Il y a ensuite, dans les deux espèces, séparation d'un « Epibasalglied ». L'auteur fait ressortir aussi certaines ressemblances entre l'embryon de *Salvinia* et celui des Hépatiques.

En 1879, LEITGEB décrit avec beaucoup de précision le développement de l'embryon chez *Ceratopteris thalictroides* qui avait déjà été étudié par KNY. La cellule-œuf est sphérique ou quelquefois étirée dans la direction longitudinale du prothalle. La paroi basale sépare deux cellules inégales, la cellule postérieure étant beaucoup plus petite ; ce fait pourrait être considéré comme un rapprochement phylogénétique avec les Jungermanniacées, où il se passe quelque chose de semblable. L'inclinaison de la paroi basale vers l'apex du prothalle, du côté du col de l'archégone, serait due au fait que le cotylédon et le pied, qui se trouvent en diagonale ont une croissance plus rapide. Les parois transverse et médiane apparaissent comme l'avait montré KNY. Après la formation des octants, il y a séparation d'un « Epibasalglied » et, contrairement aux observations de son

prédécesseur, le développement continue exactement comme l'ont décrit HANSTEIN chez *Marsilia* et VOUK chez *Asplenium Shepherdii*, avec cette différence que chez *Ceratopteris* la deuxième feuille naît de l'octant du tronc, tandis que l'octant voisin reste stérile. Les deux écailles qui se forment à la base du cotylédon, à un stade très jeune, se produisent à partir de l'octant du tronc.

D'après CAMPBELL (1887), chez *Onoclea struthiopteris* les premières divisions du zygote sont très régulières (1). La paroi basale est suivie d'une deuxième paroi, la paroi transverse, qui aboutit à la formation des quadrants; ensuite la paroi médiane partage les quadrants en octants. Les cellules-octants fonctionneraient au début comme cellules apicales se divisant parallèlement aux parois primitives; ensuite une seule cellule persisterait comme initiale dans chacun des quadrants qui donneraient respectivement le cotylédon, la tige et la racine. Dans le cotylédon, une des initiales à trois faces se transforme en une autre à deux faces et acquiert une position médiane par la suppression de la croissance de l'octant voisin. L'ébauche foliaire, originellement conique devient aplatie et un peu plus tard il y a dichotomie du point végétatif et formation de deux cellules apicales, correspondant aux deux premiers lobes. La formation d'une initiale de tige n'est pas précisée. La racine et le pied se forment comme dans les autres espèces.

En 1888, le même auteur applique la méthode d'inclusion à la paraffine pour étudier l'embryologie de *Pilularia globulifera*. La première paroi du jeune embryon est approximativement parallèle à l'axe de l'archégone et divise l'œuf en deux cellules égales. La structure du prothalle étant radiale on ne peut parler d'une cellule antérieure et d'une cellule postérieure. Ensuite la paroi quadrante, perpendiculaire à l'axe de l'archégone divise l'embryon en « quadrants », dont deux placés vers le col de l'archégone seraient plus grands.

L'auteur n'admet pas l'opinion de HANSTEIN, qui considère que la première paroi sépare la cellule-tige et la cellule-racine et que

(1) Dans son traité « Mosses and Ferns » (1905-1918) CAMPBELL généralise ces observations pour toutes les Fougères leptosporangées sans faire mention des exceptions constatées par KNY, VOUK et LEITGEB. D'autre part, les dessins d'embryons qu'il donne pour *Onoclea struthiopteris* ne semblent pas représenter des coupes bien orientées, surtout pour le développement des octants et la formation d'initiales.

les divisions suivantes détermineraient des segments de ces organes primaires. Il n'admet pas, non plus, l'opinion de LEITGEB, car la paroi octante sépare deux cellules inégales dans le quadrant de la racine et dans celui du pied. Pour CAMPBELL les quadrants sont d'une importance morphologique égale.

ATKINSON (1893) insiste sur l'inégalité des deux segments résultés de la première division de l'œuf. Il observe que dans deux cas, l'un chez *Pteris serrulata*, l'autre chez *Adiantum cuneatum*, le segment postérieur est plus grand. Ce fait serait en relation avec la fonction d'absorption que remplissent les organes résultant de cette partie embryonnaire ; mais le nombre de cas observés étant restreint, il ne peut pas affirmer qu'il y ait une loi générale.

L'année suivante, 1894, le même auteur donne une description fragmentaire du développement embryonnaire chez *Adiantum cuneatum* et *A. concinnum*, qu'il étudie par la méthode d'imprégnation au collodion. Dans ces espèces, après la paroi basale apparaissent les parois médiane et transverse, qui déterminent les octants ; mais l'auteur n'observe pas l'ordre de leur succession. Les parois épibasale et hypobasale, elles aussi, ne sont reconnues que dans des stades relativement avancés. Des deux octants antero-supérieurs, un seul produit la tige, tandis que l'autre ne continue plus son développement. De même, un seul octant postero-inférieur prend part à la formation de la racine ; les octants de la tige et de la racine se trouveraient du même côté de la paroi médiane. Un seul octant antero-inférieur produit la première feuille. Le pied résulte des deux octants postero-supérieurs.

SHAW (1898) a observé que dans un embryon de *Onoclea sensibilis* les quadrants de la partie hypobasale étaient séparés par une paroi médiane, au lieu de l'être par une paroi transverse, alors que dans la partie épibasale les octants étaient déjà formés.

En 1904, CHAUVEAUD étudie le développement de *Polypodium Preslianum* mais ne décrit pas les stades embryonnaires. Il insiste sur le défaut de concordance qui existe entre les parties de même nom dans l'embryon des Cryptogames vasculaires et dans celui des Phanérogames. A son avis le défaut de concordance provient de ce que la portion de plante appelée tige n'est pas autonome au même degré que la feuille ou la racine.

En 1906, le même auteur dans une étude sur le développement

de *Asplenium Klotchii* revient sur ce défaut de concordance. Il considère comme tige le massif cellulaire issu des premiers cloisonnements de l'œuf. Une des cellules de cette tige s'individualise et produit, par des cloisonnements répétés, la première racine, tandis qu'une autre cellule s'individualisant aussi, devient la cellule-mère de la première feuille.

En 1914, CHAUVEAUD donne une nouvelle interprétation du développement des Fougères en introduisant la notion de « phyllorhize ». Dans l'exposé de cette conception, que l'auteur développe amplement en 1921, les premiers stades embryonnaires dans les Fougères, sont volontairement négligés ; le massif cellulaire issu de l'œuf est considéré comme méristème initial susceptible de produire les différentes parties de la plante. Aussi avons-nous décidé de présenter la théorie de la phyllorhize dans le chapitre consacré à la morphologie des plantules.

En 1922, F. O. BOWER cherche à élucider les caractères primitifs du sporophyte des plantes supérieures d'après les tout premiers stades de leur développement embryonnaire.

Après un examen comparatif des faits acquis au sujet de ce développement (qui s'étend jusqu'à un certain point, à celui des algues benthiques) l'auteur fait ressortir l'importance de la première division de l'œuf, qui détermine une bipolarité du jeune sporophyte.

L'embryon acquiert ensuite une structure fusiforme à laquelle le terme de « Primitive-spindle » est appliqué.

L'un des pôles du fuseau primitif, le *pôle antérieur*, correspond à l'apex du sporogone chez les Bryophytes, ou à l'apex de l'axe chez les plantes vasculaires ; l'autre désigné comme *pôle postérieur* correspond, chez les Bryophytes à la base du sporogone et chez les plantes vasculaires primitives à l'extrémité du suspenseur. La suppression de celui-ci rend indistinct le pôle postérieur dans les types plus évolués.

Dans les stades ultérieurs le « Primitive-Spindle » subit un déguisement total ou partiel par suite de causes multiples. Telles sont : l'introduction hâtive de clivages longitudinaux, qui subdivisent les cellules du fuseau primitif ; l'établissement d'une croissance apicale localisée ; l'amplification du fuseau soit par ramification terminale, soit par l'apparition d'appendices latéraux.

Après la polarité primitive du fuseau, le rapport des feuilles

avec l'axe est le caractère le plus constant dans la conformation de l'embryon, chez les plantes vasculaires. Le pôle antérieur du *spindle*, originellement simple, est représenté dans ces cas par le bourgeon primordial. L'apparition de la racine, dans l'évolution du sporophyte, paraît avoir coïncidé avec celle des feuilles ou avoir suivi de près le développement de ces dernières. La position primitive de cet organe fut latérale comme dans les embryons munis d'un suspenseur (Ptéridophytes primitives). Lorsque celui-ci est supprimé comme c'est le cas des Fougères leptosporangiées, la racine paraît alors former avec le bourgeon opposé l'axe de l'embryon. Mais une position vraiment médiane de la racine est un caractère relativement tardif, qui apparaît chez les Gymnospermes et les Angiospermes. L'organe haustorial désigné sous le nom de « pied » est considéré comme un organe adaptatif d'une importance morphologique restreinte.

En conclusion de cette importante revue critique l'auteur considère que, quels que soient le déguisement ou la transformation apicale, la reconnaissance du « Primitive-Spindle », comme point de départ du sporophyte de toutes les Archégoniées et Phanérogames, éclaire leur morphologie.

ROGERS (1926) observe un cas, chez *Lygodium palmatum*, où les deux premières divisions du zygote sont parallèles à l'axe de l'archégone.

En 1931, BECQUEREL P. a suivi le développement d'embryons et de plantules de *Polystichum Filix-Mas*, obtenus en cultures pures, sur milieu minéral. L'auteur constate que « l'embryon après un certain nombre de bipartitions de l'œuf ne se partage pas en quatre quartiers cellulaires bien séparés, deux supérieurs, l'un produisant la tige, l'autre la feuille ; deux basilaires, l'un formant le pied, engagé dans le prothalle et l'autre la racine. A ce stade l'embryon est une masse cellulaire globulaire, sans régions, sans vaisseaux ». Ensuite l'auteur observe un phénomène de bipolarité, marqué par la formation, au pôle supérieur, d'une cellule « en coin », l'initiale de la première feuille, et par la différenciation, au pôle inférieur, d'une autre initiale subterminale, tétraédrique, celle de la première racine.

*
* *
*

De l'exposé historique que nous venons de faire, il résulte qu'en

ce qui concerne le développement de l'embryon, les descriptions des auteurs sont contradictoires sur certains points et manquent de précisions sur d'autres. Tels sont :

La succession des trois premières cloisons qui apparaissent dans l'œuf et leur signification dans le déterminisme embryonnaire.

Le développement des octants et leur signification dans la constitution des organes.

La différenciation et le fonctionnement des initiales de la première feuille, de la tige, et de la deuxième feuille.

La nécessité d'une étude plus précise, avec des méthodes techniques modernes, s'impose par suite de l'introduction de notions nouvelles telles que la « phyllorhize » et le « primitive-spindle ».

II. RECHERCHES PERSONNELLES

Nos investigations ont porté sur l'embryogénie des espèces suivantes :

Gymnogramme sulphurea Desv., *Dryopteris parasitica* Ktz., *Aspidium Filix-mas* L., *Scolopendrium vulgare* Sm., *Athyrium Filix-foemina* (L.) Roth, *Blechnum orientale* L., *Lygodium japonicum* (Thbg.) Sw., *Aneimia Phyllitidis* (L.) Sw., *Alsophila australis* R. Br., *Cibotium* sp., *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn., etc.

Nous avons choisi ces espèces parce qu'elles nous ont fourni un matériel plus abondant ou se prêtant mieux à une orientation très précise de l'embryon dans le milieu d'inclusion et à l'étude de la différenciation des initiales. Certaines de ces espèces (*Aspidium Filix-mas*) ou des espèces voisines des nôtres (telles que *Gymnogramme chrysophylla* et *G. leptophylla*) ont fait l'objet de descriptions antérieures qu'il était nécessaire de contrôler ou de préciser.

D'autre part nous étudions le développement de *Pellaea viridis* (Forsk.) Prantl, qui nous a fourni des faits intéressants, non seulement sur l'embryogénie du sporophyte, qui présente des caractères particuliers, mais aussi sur le phénomène d'apogamie.

Dans l'exposé qui suit nous laissons de côté quelques espèces, décrites ou non antérieurement, dont l'étude ne nous a apporté aucun document nouveau.

GYMNOGRAMME SULPHUREA DESV.**Les prothalles.**

Les prothalles développés sur de la terre sont du type cordoniforme et plus ou moins repliés en cornet du côté de la face supérieure ; les bords peuvent être ondulés et irrégulièrement sinués. Les organes reproducteurs, anthéridies et archégones, ordinairement localisés à la face inférieure, se forment rarement sur les deux faces. Plusieurs archégones peuvent être fécondés et produire des embryons ; mais généralement, une seule plantule se forme sur chaque prothalle, les autres embryons avortant dès les premiers stades.

Le zygote ; ses premiers cloisonnements.

Dans tous les cas, après la fécondation de l'oosphère, le zygote qui en résulte s'accroît rapidement et produit une membrane (fig. 1). Celle-ci adhère intimement aux parois de l'archégone sur une portion qui correspond au fond de cet organe.

Remplissant entièrement le ventre de l'archégone, le zygote présente généralement une forme à peu près sphérique ; parfois, il accuse une forme un peu allongée dans le sens longitudinal du prothalle. Le noyau, d'une taille relativement grande, occupe le plus souvent une position centrale, dans un cytoplasme très vacuolisé. Quelquefois, la vacuolisation du cytoplasme est plus accentuée dans la partie postérieure de l'œuf et alors le noyau se trouve sensiblement déplacé vers la partie antérieure de celui-ci. Mais une polarité nettement distincte du jeune sporophyte n'apparaît que dans les stades suivants.

Aussitôt que sa taille définitive est acquise et sa membrane formée, la cellule-œuf subit une première division orientée perpendiculairement à la direction longitudinale du prothalle, ou légèrement inclinée vers l'apex de celui-ci du côté du col de l'archégone. C'est la paroi basale, qui sépare une cellule antérieure ou épibasale et une postérieure ou hypobasale. Immédiatement après leur formation, les deux cellules peuvent apparaître comme deux hémisphères, mais le plus souvent la cellule postérieure est plus grande. (fig. 2). Elle est aussi plus vacuolisée. Cette inégalité, moins évidente

au moment de la séparation des deux cellules s'accroît ultérieurement par un accroissement plus rapide de la cellule hypobasale.

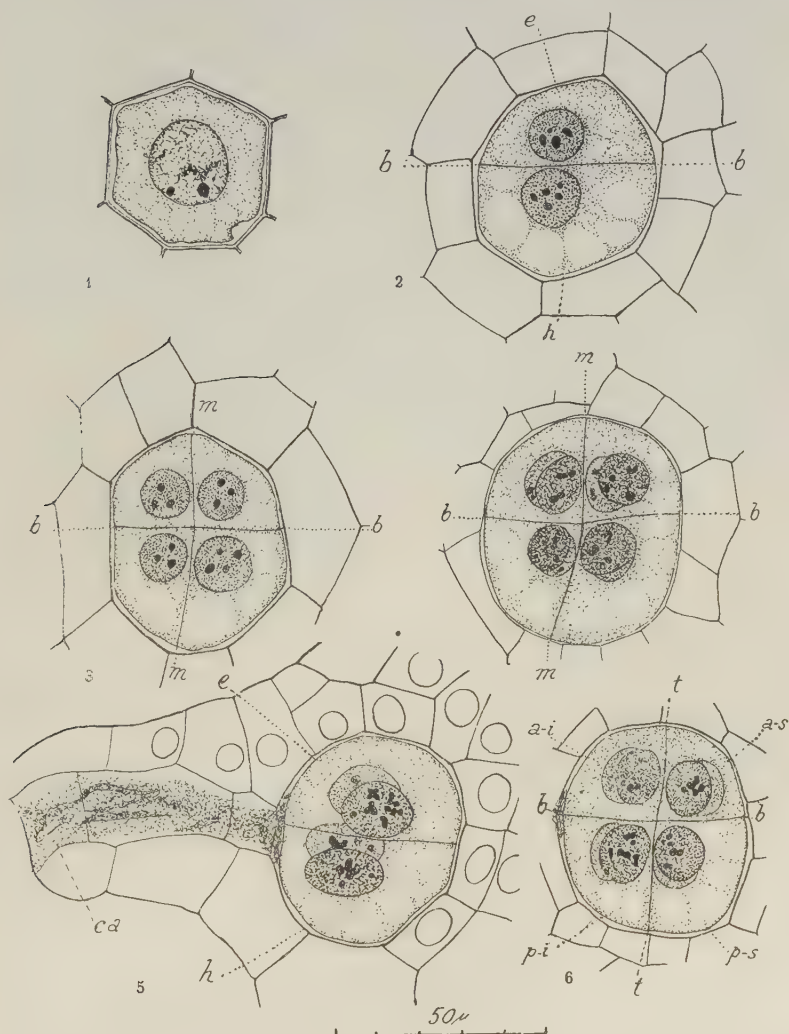


Fig. 1 à 6. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. L'œuf et les premiers stades embryonnaires montrant la formation des octants. Fig. 1 à 4, coupes orientées perpendiculairement à l'axe de l'archégone. Fig. 5 et 6, coupes longitudinales n médianes. — *bb*, paroi basal ; *mm*, paroi médiane ; *tt*, paroi transverse ; *e*, cellule épibasale ; *h*, cellule hypobasale ; *a-s*, *a-i*, *p-s*, *p-i* désignent, respectivement, les octants antéro-supérieurs, antéro-inférieurs, postéro-supérieurs et postéro-inférieurs ; *ca*, col archégonial.

La première division s'effectue donc conformément aux descriptions classiques ; mais il n'est pas ainsi pour les deux suivantes.

La deuxième paroi, qui apparaît presque simultanément dans les deux cellules, est perpendiculaire à la première et se trouve dans l'axe de l'archégone au lieu d'être perpendiculaire à celui-ci. C'est la paroi médiane. Elle partage chaque hémisphère en deux quadrants juxtaposés dans le plan du prothalle, au lieu de déterminer deux quadrants superposés dans un plan perpendiculaire à celui-ci (fig. 3, 5). Si l'on attribuait une valeur organogénique précise aux quadrants, chacun de ceux-ci au lieu de correspondre à la totalité d'un seul organe comme on l'admettait représenterait la moitié de deux organes différents. Il y a lieu de remarquer en outre que dans l'hémisphère hypobasal les deux quadrants peuvent être inégaux par suite d'une déviation de la paroi médiane (fig. 3).

La paroi transverse, perpendiculaire aux deux premières et à l'axe de l'archégone, se forme toujours après la paroi médiane (fig. 4, 6). Le grand nombre de cas observés nous permet d'affirmer que cet ordre de succession est la règle. Cette cloison sépare dans chaque hémisphère deux octants supérieurs situés du côté de la face supérieure du prothalle et deux octants inférieurs placés vers le col de l'archégone (fig. 6).

Dans tous les cas l'orientation des octants présente une uniformité remarquable, ce qui rend relativement facile l'étude de leur devenir. Il convient de les désigner avec les termes qui précisent leur position par rapport à la paroi basale et à la paroi transverse. Il y a ainsi : deux octants antéro-supérieurs et deux octants antéro-inférieurs dans l'hémisphère épibasal ; deux octants postéro-supérieurs et deux octants postéro-inférieurs dans l'hémisphère hypobasal.

Développement des octants.

Jusqu'à un stade relativement avancé, les divisions s'effectuent avec la même rapidité dans tous les octants, mais leur orientation ne se correspond pas toujours d'un octant à l'autre dans les deux hémisphères.

Dans la moitié antérieure, chaque octant se divise d'abord par une paroi dont l'insertion externe est parallèle à la paroi basale tandis que les lignes d'insertion interne sur les parois médiane et

transverse se dirigent obliquement vers le centre de l'embryon (fig. 7, 8). Ces parois se correspondent dans tous les octants de la partie épibasale et ont, dans l'ensemble, la forme d'un verre de montre avec la convexité dirigée vers la paroi basale. C'est la paroi épibasale de Vouk.

A la suite de cette division la moitié antérieure de l'embryon est constituée de deux étages cellulaires, ayant chacun quatre cellules. Les quatre segments en contact avec la paroi basale constituent un disque (*Epibasalglied* de Vouk), auquel on attribue souvent une certaine importance dans le développement ultérieur. Les quatre

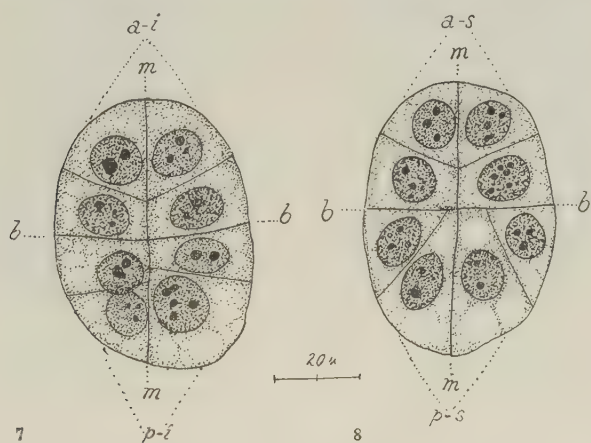


Fig. 7 et 8. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Embryon au stade à 16 cellules ; coupes perpendiculaires à l'axe de l'archégone. Fig. 7, octants inférieurs ; fig. 8, octants supérieurs. Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

cellules antérieures, qui constituent une sorte de calotte, ont une forme à peu près tétraédrique.

Dans la moitié postérieure, la première cloison n'ayant pas la même orientation dans tous les octants, il n'y a pas formation d'une seule paroi (paroi hypobasale de Vouk) qui déterminerait un disque de quatre cellules (*Hypobasalglied*) en contact avec la paroi basale. Dans les octants postéro-supérieurs cette cloison apparaît souvent oblique et s'insère en partie sur la paroi basale (fig. 8). L'un des octants postéro-inférieurs, le plus grand lorsqu'il y a inégalité, subit une division à peu près parallèle à la paroi basale, et il en résulte

une cellule attenante à cette paroi et une cellule tétraédrique, postérieure ; l'octant voisin se divise quelquefois de la même manière, mais dans beaucoup de cas il présente un cloisonnement oblique. (fig. 7, 9).

La deuxième division qui apparaît dans chaque octant montre une divergence plus évidente dans le développement de ceux-ci, car son orientation diffère non seulement d'un hémisphère à l'autre, mais aussi dans les octants d'une même moitié embryonnaire.

Les figures 9 et 10 représentent deux coupes orientées parallèlement à la paroi transverse, dans un embryon de 32 cellules ; l'une

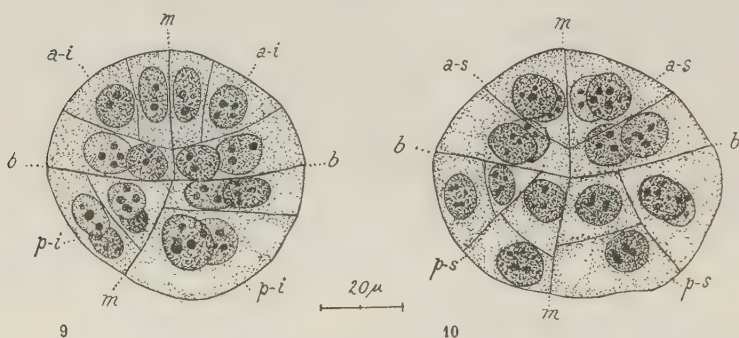


Fig. 9 et 10. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Embryon au stade à 32 cellules ; coupes parallèles à la paroi transverse. Fig. 9, octants inférieurs ; fig. 10, octants supérieurs.

de ces coupes (fig. 9) passe dans les octants inférieurs, l'autre (fig. 10) dans les octants supérieurs d'un même embryon.

Les figures 11 à 14 montrent une série de coupes parallèles à la paroi basale, dans un embryon où la deuxième division est effectuée dans tous les octants.

Enfin la figure 15 montre un embryon à 32 cellules, reconstitué d'après une série de coupes longitudinales orientées parallèlement à la paroi médiane.

D'après ces figures, on voit que dans les octants antéro-inférieurs la deuxième division est à peu près parallèle à la paroi médiane, tandis que dans les octants antéro-supérieurs elle s'effectue parallèlement à la paroi transverse.

Dans la plupart des cas, l'orientation de cette division est la

même pour chaque octant, dans les deux étages de l'hémisphère antérieur ; toutefois des exceptions peuvent être constatées dans les cellules du disque épibasal (voir par exemple fig. 12).

Toujours est-il qu'après cette deuxième division chaque étage

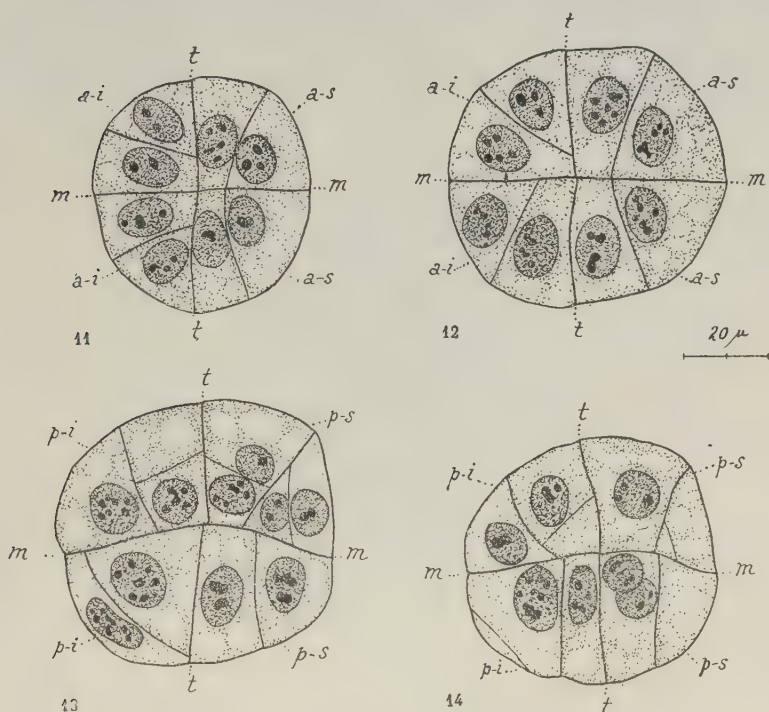


Fig. 11 à 14. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupes transversales (parallèles à la paroi basale) au niveau de chaque étage d'un embryon à 32 cellules. Fig. 11, calotte épibasale ; fig. 12, disque épibasal ; fig. 13, disque hypobasal ; fig. 14, calotte hypobasale.

est constitué de huit cellules, et que dans la calotte antérieure, quatre cellules, une pour chaque octant, conservent une forme plus ou moins tétraédrique. Dans les octants antéro-supérieurs, elles ont une paroi commune, la paroi médiane, tandis que dans les octants antéro-inférieurs, le dernier segment les sépare de cette paroi (fig. 11).

Dans les octants postéro-supérieurs et dans l'un des octants postéro-inférieurs, la deuxième division est aussi variable que la première.

Dans l'octant postéro-inférieur qui produit l'initiale de la racine (le plus grand lorsqu'il y a inégalité), la deuxième cloison de la cellule tétraédrique est parallèle à la paroi transverse (fig. 9, 15) ; dans la cellule en contact avec la paroi basale, elle présente une orientation différente (fig. 13).

Les divisions suivantes n'apparaissent plus en même temps et ont une orientation différente dans les segments d'un même octant.

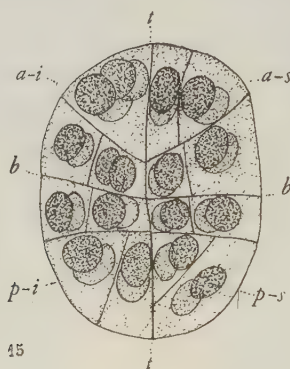


Fig. 15. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Reconstitution d'un embryon à 32 cellules, d'après une série de coupes longitudinales médianes. *bb*, paroi basale ; *tt*, paroi transverse ; *a-i*, *a-s*, *p-i*, *p-s*, désignent les régions embryonnaires provenant des octants primitifs.

Ce sont les cellules en contact avec la paroi basale qui se divisent d'abord par des cloisons péricleines (fig. 16).

Dans les cellules de la calotte correspondant aux octants antéro-inférieurs, la troisième division est orientée parallèlement à la paroi transverse (fig. 19). Jusqu'ici ces octants ont une croissance apicale, chacun d'eux ayant séparé successivement trois segments par des cloisons parallèles aux parois basale, médiane et transverse.

Il n'en est pas de même pour les octants antéro-supérieurs. Ceux-ci après avoir séparé, comme nous l'avons vu, un premier segment en contact avec la paroi basale, un deuxième parallèle à la paroi transverse, en séparent un troisième appliqué contre le premier (fig. 19), au lieu de se diviser parallèlement à la paroi médiane ; une paroi ayant cette dernière orientation n'apparaît qu'à un stade très avancé, où la première feuille et la première racine

sont en voie de traverser l'enveloppe archégoniale (fig. 25). Ces octants n'ont donc pas une croissance apicale.

Dans l'octant de la racine la troisième division, relativement tardive, peut être ou bien orientée parallèlement à la paroi médiane, ou bien péricline ; dans les autres octants postérieurs l'orientation de cette cloison ne présente aucune régularité.

Il est intéressant de remarquer que les premières segmentations



Fig. 16. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupe longitudinale médiane dans un embryon renfermé dans l'archégone, où l'on distingue à la fois les cloisons primitives et la différenciation des organes embryonnaires. *bb*, paroi basale ; *tt*, paroi transverse ; *F₁*, ébauche de la première feuille ; *R₁*, initiale de la première racine ; *P*, pied ; *ca*, col archégonial.

des octants n'aboutissent pas à la séparation d'un prisme central, formé de huit cellules, le « carré fondamental » de Vouk, les huit cellules pouvant représenter les cellules mères du cylindre central de la tige. Ce fait serait possible si les trois premières cloisons qui se forment dans chaque octant étaient orientées, comme le croyaient les anciens auteurs, parallèlement aux divisions primitives de l'embryon (basale, médiane et transverse).

Origine des premiers organes de l'embryon.

Au cours du développement embryonnaire les régions correspondant aux octants primitifs restent distinctes jusqu'à un stade relativement avancé. Il est donc possible de suivre l'origine des

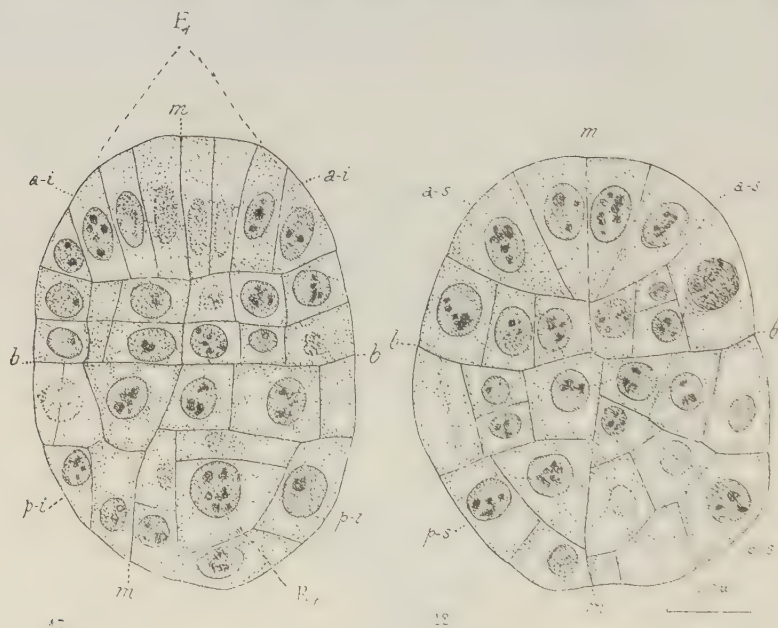


Fig. 17 et 18. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupes longitudinales parallèles à la paroi transverse, dans un embryon au même stade que dans la figure précédente. Fig. 17, coupe passant par les octants inférieurs (*a-i* et *p-i*) ; fig. 18, coupe passant par les octants supérieurs (*a-s*, *p-s*). E_4 , ébauche de la première feuille, résultant du développement symétrique des deux octants antéro-inférieurs ; R_1 , initiale de la première racine, formée dans l'un des octants postéro-inférieurs.

premiers organes végétatifs et de préciser la valeur embryogénique des octants.

La première feuille (1).

Déjà au stade que représentent les figures 16 et 17 on observe que dans les octants antéro-inférieurs les divisions se poursuivent

(1) LEITGEB (1879) désigne la première feuille comme cotylédon, terme qui est souvent adopté par les auteurs.

activement non seulement dans les segments qui participent à la constitution du disque épibasal, mais aussi dans les cellules antérieures qui font saillir l'ébauche de la première feuille.

Lorsqu'on observe une coupe longitudinale orientée parallèlement à la paroi médiane (fig. 16, 20, 22) on peut croire distinguer facilement une cellule initiale « en coin », l'initiale de la première

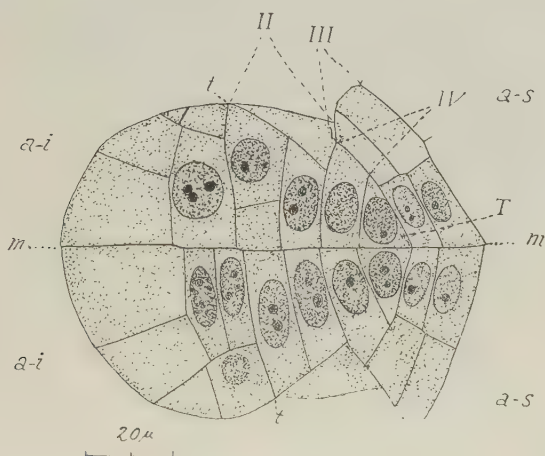


Fig. 19. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupe transversale dans la région apicale (calotte épibasale) d'un embryon à peu près au même stade que celui représenté dans les trois figures précédentes. *mm*, paroi médiane ; *tt*, paroi transverse ; II, III et IV, représentent respectivement le deuxième, le troisième et le quatrième segments séparés dans les octants antéro-supérieurs ; T, cellule tétraédrique restée en contact avec la paroi médiane.

feuille, comme l'on décrit plusieurs auteurs pour différentes espèces de Fougères. Mais en réalité dans toutes les coupes d'une même série on observe une pareille cellule ayant l'aspect d'une initiale.

Les coupes orientées parallèlement à la paroi transverse (c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe de l'archégone) montrent que les deux octants antéro-inférieurs ont un développement symétrique par rapport à la paroi médiane (fig. 17, 21). Chacune des cellules qui lors des trois premiers cloisonnements de ces octants avaient conservé une forme à peu près tétraédrique sont divisées en deux cellules d'égale importance, par une cloison parallèle à la paroi médiane (fig. 17). Ensuite les divisions se poursuivent avec la même

rapidité dans toutes les cellules apicales qui résultent des deux octants antéro-inférieurs. Il n'y a jamais, à aucun stade, prédominance d'un de ceux-ci par le fonctionnement d'une initiale typique (fig. 23).



Fig. 20. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupe longitudinale médiane dans un embryon au stade qui précède immédiatement l'éclatement de l'enveloppe archégoniale. — F_1 , ébauche de la première feuille ; R_1 , initiale de la première racine ; P, pied.

La première racine.

A un stade très jeune, où l'embryon conserve encore l'aspect globulaire, on reconnaît facilement l'initiale tétraédrique de la

première racine, différenciée dans l'un des octants postéro-inférieurs (fig. 16). Elle apparaît nettement distincte par la formation d'une paroi péricline qui sépare le premier segment de la coiffe. Au début cette initiale a une position latérale par rapport à la première feuille (fig. 17) mais ensuite, par l'avortement de l'octant voisin, elle

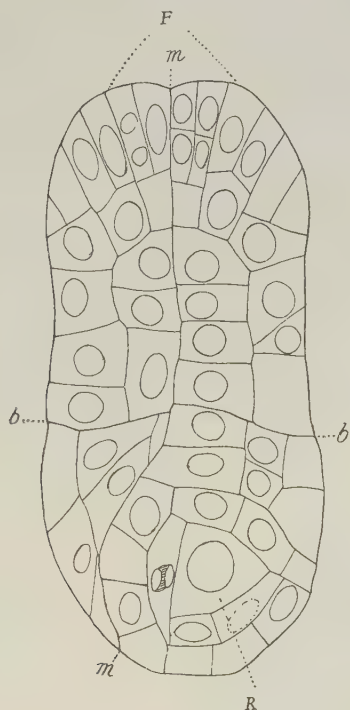


Fig. 21. — *Gymnogamme sulphurea* Desv. Coupe longitudinale perpendiculaire à l'axe de l'archégone, passant dans les octants inférieurs. L'initiale de la première racine (R_1) est en voie d'acquiescer une position médiane par rapport à la première feuille (F_1).

acquiesce une position médiane (fig. 21). On peut remarquer que dans la plupart des cas l'initiale de la première racine se différencie à droite par rapport à la paroi médiane.

Le pied.

Les deux octants postéro-supérieurs entrent totalement dans la constitution de l'organe suctorial qu'on appelle pied.

Dès le début du développement embryonnaire les cellules résul-

tant de ces octants se caractérisent par une plus forte vacuolisation et par une taille sensiblement plus grande (fig. 16, 20). Les cellules



Fig. 22. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupe longitudinale médiane d'un embryon au stade où la première feuille perce l'enveloppe archégoniale et où commence la différenciation de tissus. — F₁, première feuille ; R₁, première racine ; P, pied ; T, cellule tétraédrique présentant des caractères cytologiques particuliers.

périphériques sont étroitement liées à celles du gamétophyte qui leur fournit les substances nutritives.

Dans les stades plus avancés où il y a des différenciations cellu-

lares dans les différentes régions de l'embryon, les cellules du pied conservent à peu près leurs caractères primitifs. Il n'y a pas de précipités vacuolaires du groupe des tanins comme on en voit dans toutes les autres cellules de l'embryon et du prothalle.

Il est intéressant de constater qu'une partie des cellules résultant des octants antéro-supérieurs, celles qui occupent le fond de l'archégone, présentent les mêmes caractères et sont, elles aussi, étroitement liées aux cellules du prothalle (fig. 20). Leur participation à la constitution du pied peut être constatée avec certitude

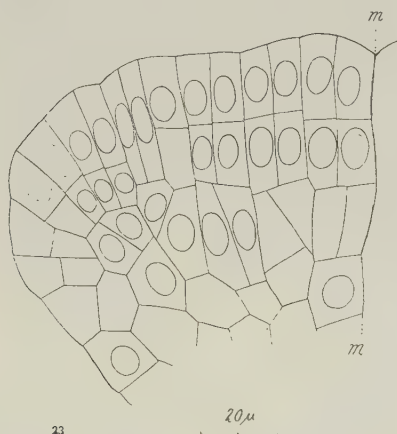


Fig. 23. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupe tangentielle dans la partie apicale d'un lobe de la première feuille, montrant qu'il n'y a pas formation d'une initiale typique dans les octants antéro-inférieurs qui ont un développement symétrique par rapport à la paroi médiane.

dans les premiers stades et demeure distincte dans des embryons plus âgés (fig. 16, 20, 22). Rappelons à ce sujet que chez *Pteris aquilina*, d'après Hofmeister, le pied résulterait des deux cellules quadrantes supérieures, c'est-à-dire que les deux octants antéro-supérieurs entreraient, eux aussi, totalement dans la constitution du pied.

Le point végétatif de la tige.

Les deux octants antéro-supérieurs sont attribués par les auteurs soit tous deux à la tige, soit respectivement à la tige et à la deuxième feuille, mais il n'y a aucune précision quant à la formation

des initiales de ces organes. D'aucuns considèrent que ces octants fonctionnent dès le début comme initiales se cloisonnant parallèlement aux parois basales, transverse et médiane (ATKINSON, CAMPBELL). Mais nous avons déjà montré plus haut que cette manière de voir ne peut pas s'appliquer à ces octants, car le troisième segment est parallèle au premier et non pas à la paroi médiane. Bien plus, dans certains cas chacune des deux cellules en forme de tétraèdre sépare un quatrième segment à peu près parallèle au deuxième (et à la paroi transverse). Ainsi, elles restent en contact

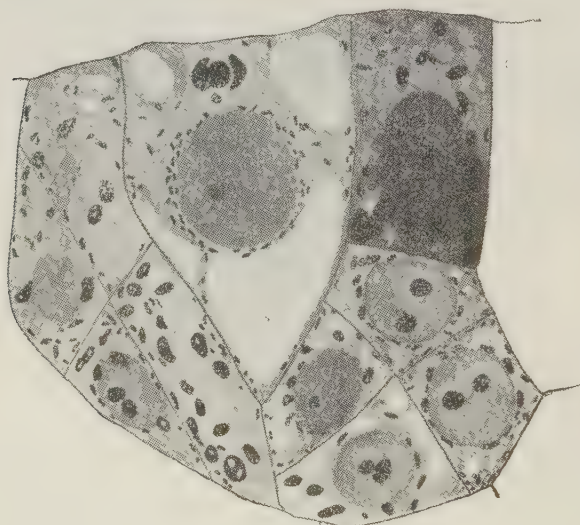


Fig. 24. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Différenciation cytologique de l'initiale du point végétatif de la tige, vue en coupe longitudinale médiane.

l'une et l'autre avec la paroi médiane, comme le montre la figure 19 et ne subissent plus de cloisonnements jusqu'à un stade relativement avancé. Donc on ne saurait encore les considérer comme initiales.

Les trois ou quatre segments séparés dans chaque octant se recloisonnent avec une rapidité inégale. Dans le premier segment, en contact avec la paroi basale, les divisions sont plus hâtives. Une partie des cellules qui en résultent sont plus vacuolisées et d'une taille plus grande ; elles participent à la constitution du pied, comme nous l'avons déjà indiqué. Les autres cellules ainsi que celles que

donnent le deuxième et le troisième segments contribuent à former la première portion de la tige.

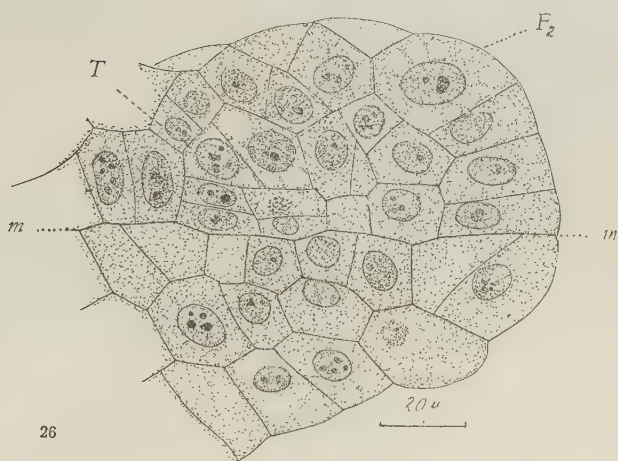


Fig. 25 et 26. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupes transversales dans le point végétatif de la tige, montrant la différenciation et le fonctionnement de l'initiale de ce massif méristématique.

A un stade tel que celui de la figure 22 l'une des cellules en forme de pyramide triangulaire renversée acquiert une structure cytol-

gique particulière qui contraste avec celle des cellules environnantes (fig. 24). Le cytoplasme, d'une chromaticité plus faible, présente de grandes vacuoles à contenu très clair ; on y observe aussi, comme d'ailleurs dans les cellules voisines, de petites vacuoles renfermant des précipités qui fixent intensément l'hématoxyline ferrique. Les mitochondries, peu nombreuses, ont l'aspect de grains ou de courts bâtonnets. Dans les cellules superficielles du voisinage ces organites ont une évolution très rapide ; ils sont transformés partiellement en chloroplastes ayant déjà élaboré de l'amidon.

La figure 25 représente une coupe faite dans un embryon plus âgé, perpendiculairement au plan médian et passant au niveau du point végétatif, suivant la direction indiquée par le schéma. On voit, dans cette figure, que la cellule en forme de pyramide triangulaire, dont nous venons de décrire la structure, a séparé un premier segment parallèle à la paroi médiane. Celui-ci conserve pour peu de temps la structure de la cellule dont il vient d'être détaché. En se recloisonnant les cellules qui en résultent prennent la structure des autres cellules méristématiques.

A partir de ces stades la cellule pyramidale continue à se cloisonner parallèlement à ses trois faces. Elle est ainsi définie comme initiale typique par sa forme, sa structure et ses divisions. C'est l'initiale du point végétatif de la tige, qu'il vaut mieux appeler point végétatif du sporophyte, étant donné l'impossibilité où l'on est encore de définir la tige comme un organe indépendant.

Il y a lieu de remarquer que la position de cette initiale, par rapport à la paroi médiane, est variable : elle peut être à droite ou à gauche et non obligatoirement du même côté que l'initiale de la première racine, comme le veulent certains auteurs (ATKINSON, etc.). En effet, dans la plupart des cas examinés, nous avons observé que l'initiale du point végétatif de la tige se différencie à gauche par rapport à la paroi médiane (fig. 25, 26), tandis que l'initiale de la première racine se différencie à droite.

La deuxième feuille.

Quoique l'ébauche de la deuxième feuille n'apparaisse bien distincte que dans les stades où le jeune sporophyte est en contact direct avec le milieu extérieur, nous précisons ici son origine, étant donné que la plupart des auteurs considèrent cette feuille comme un

organe primaire de l'embryon, résultant de l'un des octants antéro-supérieurs.

Nous avons montré plus haut que dans les premiers stades embryonnaires, comme dans les stades déjà avancés (fig. 19), le deuxième octant antéro-supérieur subit les mêmes divisions que l'octant qui produit l'initiale de la tige. Par conséquent, cet octant

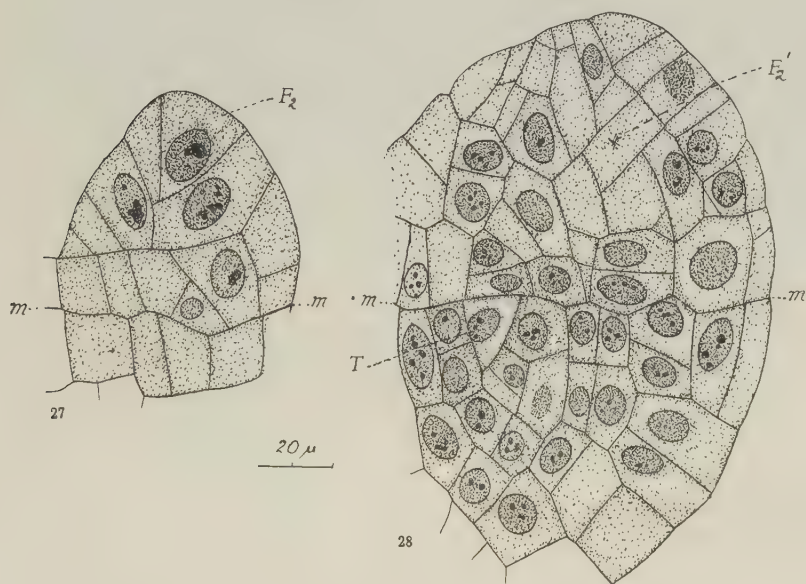


Fig. 27 et 28. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupes transversales dans le point végétatif d'un jeune sporophyte où l'ébauche de la deuxième feuille est bien individualisée. Fig. 27, niveau de l'initiale de la deuxième feuille ; fig. 28, niveau des cellules tétraédriques. — mm, paroi médiane ; T, cellule tétraédrique à caractères particuliers ; F₂, initiale de la deuxième feuille ; F'₂, projection de cette initiale sur le plan de la figure 28.

ne peut pas, non plus, être considéré comme cellule apicale séparant des segments parallèles successivement aux trois faces internes.

Lorsque l'initiale de la tige se différencie de la manière décrite plus haut, à partir de l'une des cellules pyramidales restées en contact avec la paroi médiane, la cellule pyramidale symétrique, appartenant à l'octant voisin, peut avoir subi déjà une division parallèle à la paroi médiane (fig. 25), mais sans acquérir de caractères cytologiques différents. Il est même très fréquent de constater que l'ini-

tiale de la tige sépare un segment latéral, du côté du pied, pendant que la cellule pyramidale de l'octant voisin se divise parallèlement à la paroi médiane.

Lorsque l'ébauche de la deuxième feuille apparaît distincte, la paroi médiane et les deux cellules en forme de pyramide à base triangulaire, celle qui produit l'initiale de la tige et celle que l'on attribue à la deuxième feuille, sont encore reconnaissables, dans des coupes transversales bien orientées (fig. 26, 27, 28).

Nous avons pu ainsi constater que la deuxième feuille ne résulte jamais du fonctionnement de la cellule tétraédrique que les auteurs lui attribuent comme initiale.

Dans certains cas l'initiale de la deuxième feuille et celle de la tige peuvent se trouver du même côté de la paroi médiane (fig. 26) et appartenir par conséquent au même octant ; dans d'autres cas ces initiales apparaissent dans des octants différents, comme le montre les figures 27 et 28. Dans ces figures il est à remarquer, d'une part que la cellule pyramidale primitivement formée dans l'un des octants n'a pas encore subi de cloisons parallèles à la paroi médiane ; seuls les caractères cytologiques permettent de la considérer comme initiale de la tige. D'autre part, dans l'octant voisin, on voit que ce n'est pas la cellule pyramidale, résultant des divisions primitives de cet octant, qui devient l'initiale de la deuxième feuille. Cette cellule, encore reconnaissable, participe comme les cellules avoisinantes à la constitution du point végétatif de la tige, tandis que l'initiale de la deuxième feuille naît d'un segment primitivement séparé.

En examinant les différents stades embryonnaires, on peut ramener l'origine de l'initiale de la deuxième feuille au troisième segment séparé dans l'un des octants antéro-supérieurs (fig. 19).

ASPIDIUM FILIX-MAS SW.

L'étude du développement embryonnaire chez *Aspidium Filix-mas* est particulièrement intéressante, cette espèce ayant fait l'objet des recherches d'HOFMEISTER, dont les résultats sont devenus classiques au moins en partie. D'autre part, l'intérêt de cette étude se trouve accru par les observations récentes de P. BECQUEREL, sur

l'embryogénie de cette même espèce, développée en solution minérale.

Les prothalles obtenus sur terre de bruyère sont du type cordi-

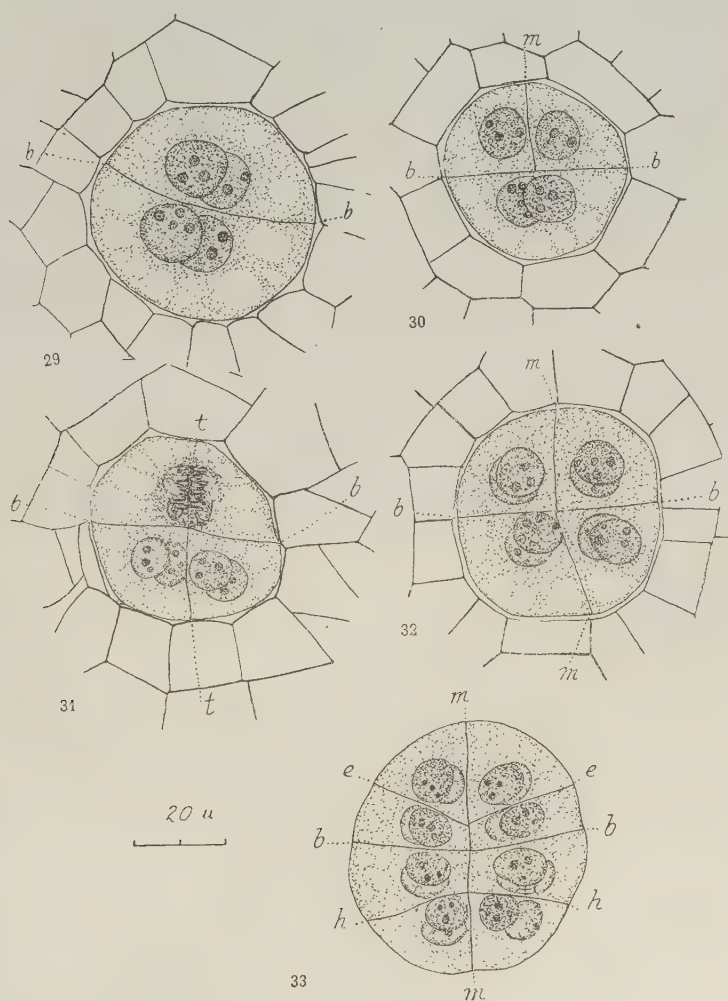


Fig. 29 à 33. — *Aspidium Filix-mas* L. Embryons à différents stades montrant la succession des premiers cloisonnements et la formation des parois épibasale et hypobasale. Fig. 29 et 31, coupes parallèles à la paroi médiane; fig. 30, 32 et 33, coupes perpendiculaires à l'axe de l'archégone. — *bb*, paroi basale; *mm*, paroi médiane; *tt*, paroi transverse; *ee*, paroi épibasale; *hh*, paroi hypobasale.

forme et produisent sur leur face inférieure de nombreuses anthéridies et archégonies, ces derniers toujours disposés sur le coussinet.

Plusieurs archégonies peuvent être fécondés et produire chacun un embryon, mais généralement un seul arrive à un développement complet, les autres avortant à un stade plus ou moins avancé. Toutefois il n'est pas rare de trouver deux plantules développées sur le même prothalle. Il peut être intéressant de remarquer que la coexistence de plusieurs embryons sur un prothalle n'apporte aucune modification à l'orientation et à la succession des cloisonnements. Ceux-ci s'effectuent de la même manière dans les cas de polyembryonie et dans celui où il y a formation d'un seul embryon sur le prothalle.

Aussitôt après sa formation, la cellule-œuf est divisée par la paroi basale en une cellule antérieure et une postérieure. Dans certains cas, cette paroi n'est pas perpendiculaire à la direction longitudinale du prothalle, mais fortement inclinée vers l'apex de celui-ci, comme le montre la figure 29. Lorsqu'il y a inégalité des deux premières cellules, la postérieure apparaît plus grande.

Si la première paroi se forme à peu près conformément aux descriptions de HOFMEISTER, il n'en est pas ainsi pour la deuxième. Dans presque tous les cas cette paroi est située, elle aussi, à peu près dans l'axe de l'archégone au lieu d'être perpendiculaire à celui-ci. Elle sépare l'embryon en quatre cellules, en forme de quadrants de sphère, situées dans le plan du prothalle au lieu de se trouver dans un plan perpendiculaire à celui-ci. C'est donc la paroi médiane qui se forme après la paroi basale. Quelquefois elle présente une déviation dans l'hémisphère postérieur et il y a alors inégalité des deux segments qu'elle détermine dans celui-ci (fig. 32). Ensuite la paroi transverse (paroi quadrante des auteurs) partage l'embryon en octants.

Dans un cas, cette succession est réalisée seulement dans la moitié antérieure, l'hémisphère hypobasal se cloisonnant suivant l'ordre inverse (fig. 30). Dans deux autres embryons l'hémisphère antérieur ne présente encore que la cloison médiane tandis que les octants sont déjà formés dans l'hémisphère postérieur où il est par conséquent impossible de déterminer l'ordre de succession (fig. 31). conséquent impossible de déterminer l'ordre de succession.

Toujours est-il que les trois premières cloisons partagent l'em-

bryon en octants plus ou moins identiques et avec une orientation normale (fig. 32).

Après la formation des octants, dans chaque moitié embryonnaire apparaît une cloison parallèle à la paroi basale et présentant une convexité plus ou moins marquée dirigée vers celle-ci (fig. 33). Ce sont les parois épibasale et hypobasale de Vouk. Elles déterminent deux disques, l'un épibasal, l'autre hypobasal et deux calottes de sphère, l'une antérieure, l'autre postérieure. A ce stade chacun de ces étages est constitué de quatre cellules et l'embryon présente un axe de symétrie qui correspond à l'intersection des plans médian et transverse.

Ultérieurement, le développement des octants montre des divergences qui conduisent, comme dans *Gymnogramme*, à la formation des premiers organes embryonnaires. A un stade encore globulaire, on peut reconnaître le début de différenciation de ces organes. Nous ne pouvons donc à cet égard confirmer les observations de P. BECQUEREL. De plus, les « quartiers cellulaires » de cet auteur correspondant aux segments primitifs restent distincts même à un stade où la première feuille et la première racine sont saillantes. C'est ainsi que nous avons constaté que la première feuille ne se forme pas à partir d'une cellule terminale « en coin » qui représenterait un pôle de croissance, mais qu'elle résulte du développement symétrique des deux octants antéro-inférieurs.

La première racine, dont l'initiale naît dans un des octants postéro-inférieurs, acquiert une position médiane par rapport à la première feuille.

L'origine du pied à partir des deux octants postéro-supérieurs, auxquels s'ajoute une partie importante des cellules du disque épibasal est nettement distincte.

Une cellule initiale de tige en forme de pyramide triangulaire renversée, se forme dans l'un des octants antéro-supérieurs de la même manière que chez *Gymnogramme sulphurea*, mais sans présenter les mêmes caractères cytologiques.

DRYOPTERIS PARASITICA KTZ.

L'étude de cette espèce s'appuie également sur une très grande quantité de matériel observé. Par la morphologie du prothalle et la

disposition des organes reproducteurs elle ne diffère en rien de *Aspidium Filix-mas*, avec laquelle elle s'apparente d'ailleurs de très près.

Il peut y avoir fécondation simultanée de plusieurs archégones qui sont capables de donner chacun un embryon. Ce fait n'arrête pas toujours la croissance du prothalle et la formation de nouveaux archégones qui peuvent eux-mêmes être fécondés ; aussi les cas de polyembryonie sont-ils très fréquents. La plupart des embryons avortent à différents stades et un seul, rarement deux, produisent une plantule.

Généralement lorsqu'il y a développement de deux plantules sur un prothalle elles proviennent de deux archégones situés dans une position symétrique par rapport à la ligne médiane de celui-ci.

D'autre part nous avons déjà signalé (1931) un cas particulier de polyembryonie où il y avait formation de deux embryons à l'intérieur d'un même archégone.

Les premiers cloisonnements du zygote s'effectuent toujours de la même manière dans le grand nombre de cas observés. Après la paroi basale qui partage l'œuf en deux hémisphères, se forme la paroi médiane qui divise chacun de ceux-ci en deux quadrants juxtaposés dans le plan du prothalle. Ensuite la paroi transverse divise les quadrants en octants ; le plus souvent, cette troisième division se produit à peu près en même temps dans tous les quadrants. Dans certains cas cependant, elle peut s'effectuer d'abord dans l'hémisphère postérieur ; dans d'autres cas, beaucoup plus rares, les deux quadrants du même hémisphère ne se divisent pas simultanément.

Toujours est-il que l'ordre de succession des trois premiers cloisonnements contredit les descriptions classiques. Dans les nombreux embryons que nous avons observés, la paroi médiane précède toujours la paroi transverse.

Les octants se divisent d'abord à peu près parallèlement à la paroi basale. Il en résulte un embryon à 16 cellules disposées en quatre étages : deux disques séparés par la paroi basale et deux calottes occupant les pôles antérieur et postérieur de l'embryon. Parfois cette première division des octants est plus hâtive dans l'hémisphère postérieur, surtout dans les octants du pied.

Ultérieurement le développement des octants se poursuit de

la même manière que dans les espèces décrites ci-dessus avec cette réserve que l'initiale du point végétatif de la tige ne se distingue des autres que par sa forme et son fonctionnement et ne présente pas les caractères cytologiques particuliers indiqués pour *Gymnogramme sulphurea*.

SCOLOPENDRIUM VULGARE SM.

Les prothalles de cette espèce, récoltés au cours d'excursions, ont un aspect normal et ne présentent jamais le processus de

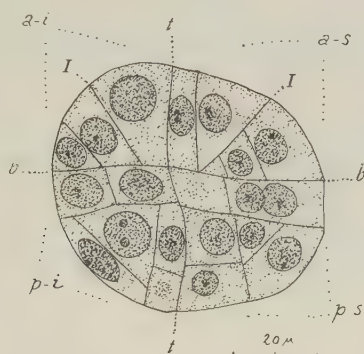


Fig. 34. — *Scolopendrium vulgare* Sm. Embryon en coupe longitudinale médiane montrant l'obliquité des premiers cloisons dans les octants antérieurs, où il n'y a pas formation d'un disque épibasal.

« cylindrisation » décrit par LANG dans les variétés de culture. La formation et la disposition des organes reproducteurs n'offre rien de particulier.

La polyembryonie est très fréquente. Il peut y avoir assez fréquemment développement de deux plantules, plus rarement trois, sur les prothalles les plus vigoureux.

Le zygote est généralement de forme sphérique, quelquefois un peu allongé dans le sens de l'axe de l'archégone.

Les trois premières paroi qui aboutissent à la formation des octants sont orientées comme dans toutes les espèces décrites précédemment ; mais l'ordre d'apparition n'a été observé que dans un seul cas où la paroi médiane succède directement à la paroi basale.

La suite du développement montre des différences d'un certain intérêt morphologique. La première paroi qui apparaît dans chacun des octants de l'hémisphère antérieur présente une grande obliquité et s'applique sur la paroi basale, au lieu d'être plus ou moins parallèle à celle-ci, comme c'est le cas dans les espèces précédentes. Il n'y a donc pas formation d'une paroi épibasale qui puisse séparer un disque et une calotte (fig. 34). Dans l'hémisphère postérieur, par contre, il y a séparation d'un disque hypobasal.

Le développement ultérieur des octants et la formation des organes embryonnaires ne présentent rien de particulier dans cette espèce.

Un cas particulier : *PELLAEA VIRIDIS* (FORSK.) PRANTL.

L'étude du développement de *Pellaea viridis* (Forsk) Prantl nous a fourni des faits qui n'entrent que partiellement dans les limites assignées au premier chapitre.

Comme les faits observés intéressent plus particulièrement le phénomène d'apogamie, leur description sera précédée d'une courte mise au point de la question.

L'apogamie ou formation de sporophyte à partir des cellules végétatives du prothalle est actuellement connue dans de nombreuses Fougères (1). Chez certaines espèces cette anomalie est plus ou moins fréquente, alors que dans d'autres le sporophyte est toujours d'origine apogame. Dans ces cas il n'y aurait pas formation d'anthéridies et d'archégones, ou, lorsque ces organes apparaissent, ils ne sont pas fonctionnels.

D'après certains auteurs le phénomène d'apogamie serait dû aux conditions de culture défavorables à la formation ou au fonctionnement d'organes reproducteurs [LANG (1894), YAMANOUCHI (1908), HEILBRONN (1910), SCHLUMBERGER (1911), etc.], alors que d'autres, comme STEIL (1915), considèrent que l'apogamie est déterminée par des facteurs internes.

Le genre *Pellaea*, particulièrement riche en espèces apogames

(1) On pourra trouver des renseignements bibliographiques plus complets dans les mémoires de STEIL (1918 et 1919) et de HAYES (1924), consacrés spécialement à l'étude de l'apogamie chez différentes Fougères.

fournit plusieurs exemples où les auteurs n'ont pas observé la formation d'organes reproducteurs sur les prothalles. Telles sont : *P. nivea* (Poir) Prantl, *P. flavens* (Sw.) C. Crist., *P. tenera* (Gill.) Prantl, *P. atropurpurea* (L.) Link.

Par contre, chez *Pellaea viridis*, où l'apogamie a été signalée par STEIL (1918), 50% des prothalles produisent des archégones et des anthéridies. Mais l'auteur ne peut pas affirmer qu'il y ait dans ces cas, fécondation de l'oosphère et développement d'embryons à partir de l'œuf.

Nos recherches sur le développement de *Pellaea viridis* nous



Fig. 35. — *Pellaea viridis* (Forsk.) Prantl. Coupe longitudinale de l'archégone montrant l'entrée des anthérozoïds.

permettent de préciser les conditions dans lesquelles se produisent les sporophytes dans cette espèce et d'apporter des faits nouveaux pour la connaissance du phénomène d'apogamie chez les Fougères.

Ensemencées en conditions normales de culture, sur terre de bruyère, les spores produisent des prothalles d'aspect cordiforme normal.

Deux mois, environ, après l'ensemencement des spores, on peut constater déjà la formation d'anthéridies sur certains prothalles. Un mois plus tard la plupart des prothalles portent des anthéridies et des archégones.

Sur le coussinet de ces gamétophytes comme sur celui des prothalles qui n'ont pas produit des organes reproducteurs, on constate

fréquemment la formation d'une protubérance cellulaire qui donne par la suite un sporophyte apogame ; à cet endroit, sur la face supérieure du prothalle apparaît une tache plus étiolée, contrastant avec le vert foncé du reste du prothalle.

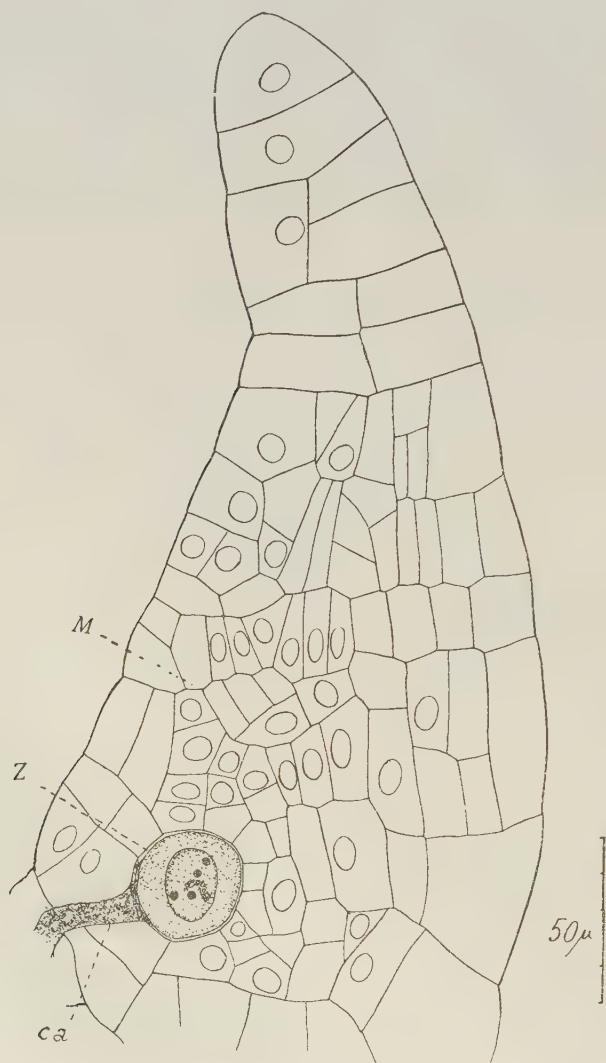


Fig. 36. — *Pellaea viridis* (Forsk.) Prantl. Coupe longitudinale médiane dans un prothalle après la formation du zygote (Z) montrant la constitution d'un méristème (M) d'origine gamétophytique, qui produit ensuite un sporophyte apogame.

Dans d'autres cas sur la face inférieure des prothalles apparaît une côte médiane légèrement saillante, qui correspond à une région vascularisée. Sur cette ligne médiane apparaissent une ou plusieurs protubérances qui sont parfois surmontées d'un col d'archégone avorté ; elles présentent alors l'aspect d'un archégone renfermant un



Fig. 37. — *Pellaea viridis* (Forsk.) Prantl. Embryon bicellulaire provenant de zygote, entouré d'un tissu d'origine gamétophytique qui produit généralement l'embryon apogame et dans lequel il y a parfois différenciation de trachéides même avant l'individualisation de celui-ci.

embryon. Mais, dans d'autres cas, plusieurs archégones avortés peuvent surmonter ces protubérances. Les massifs cellulaires formés dans ces conditions aboutissent, dans la plupart des cas, à la formation de sporophytes apogames. Sur la première feuille des plantules ainsi formées, peuvent persister les vestiges d'archégones qui témoignent de l'origine du sporophyte à partir d'une région prothallienne déjà évoluée. Donc les plantules apogames peuvent naître non seule-

ment dans la région apicale du prothalle, mais aussi à partir d'éléments plus anciens.

La formation de sporophytes apogames sur les prothalles maintenus en conditions favorables au fonctionnement des organes reproducteurs coexistants, suggère l'hypothèse que ces organes ne sont pas fonctionnels, comme l'affirment certains auteurs pour d'autres



Fig. 38. — *Pellaea viridis* (Forsk.) Prantl. Coupe longitudinale dans un embryon d'origine apogame, produit par un prothalle portant aussi un sporophyte provenant de l'œuf, mais voué à l'avortement.

espèces. Mais l'étude précise des faits nous a montré qu'il n'en est pas ainsi. En effet, l'examen vital des prothalles portant à la fois des ébauches apogames et des organes reproducteurs nous a montré d'abord que l'ouverture des anthéridies et des archégones et l'entrée des anthérozoïdes dans le col archégonial s'effectuent normalement.

Ensuite, dans de nombreuses séries de coupes, nous avons constaté que l'entrée des anthérozoïdes est suivie d'une fécondation de l'oosphère (fig. 35, 36).

Dans la plupart des cas les archégones avortent même après fécondation. Par contre, dans d'autres cas le zygote est capable de produire un embryon qui se développe en même temps que le sporophyte apogame, mais avorte à un stade plus ou moins avancé, et c'est l'ébauche d'origine apogame qui produit une plantule.

Au stade bicellulaire de l'embryon issu de l'œuf, on peut constater une orientation normale de la paroi basale (fig. 37). Mais dans les stades ultérieurs les embryons ayant cette origine présentent des cloisonnements très irréguliers qui semblent être provoqués par la pression anormale qu'exerce le méristème d'origine gamétophytique, développé autour de l'archégone. Ce tissu, dans lequel il y a des différenciations vasculaires, ne tarde pas à produire des sporophytes apogames, dont l'individualisation commence par l'ébauche d'une première feuille et d'une première racine (fig. 38).

En résumé : les prothalles de *Pellaea viridis* cultivés en conditions normales produisent des embryons apogames en même temps que des organes reproducteurs fonctionnels. L'œuf résultant de la fécondation de l'oosphère est capable de produire un embryon. Mais celui-ci avorte à un stade plus ou moins avancé alors qu'une ébauche apogame continue son développement et produit une plantule.

Ces faits montrent avec certitude que dans certains cas tout au moins l'apogamie de Fougères ne peut pas être attribuée aux conditions extérieures défavorables à la formation et au fonctionnement d'organes reproducteurs, comme le croient certains auteurs, mais uniquement à des facteurs internes.

AUTRES ESPÈCES

L'examen des embryons, à différents stades, chez plusieurs autres **Polypodiacées**, telles que *Athyrium Filix-foemina*, *Blechnum orientale*, *Woodsia ilvensis* etc., ne nous a fourni aucun renseignement nouveau en ce qui concerne l'embryogénie.

Il en est de même pour deux **Cyatheacées**, *Alsophila australis* et *Cibotium* sp, dont nous avons suivi le développement embryonnaire sans observer toutefois l'ordre de succession des parois médiane et transverse, faute de stades convenables.

Le développement des octants et la différenciation des organes s'effectuent de la même manière que dans *Gymnogramme*.

Nos observations sur le développement de *Ceratopteris thalictroides*, seule espèce de la famille des **Parkeriacées**, confirment les descriptions données par LEITGEB.

Dans la famille des **Schizaecées** nous avons examiné le développement de l'embryon chez *Lygodium japonicum* et *Aneimia Phyllitidis*. Dans la première de ces espèces, les parois basale, médiane

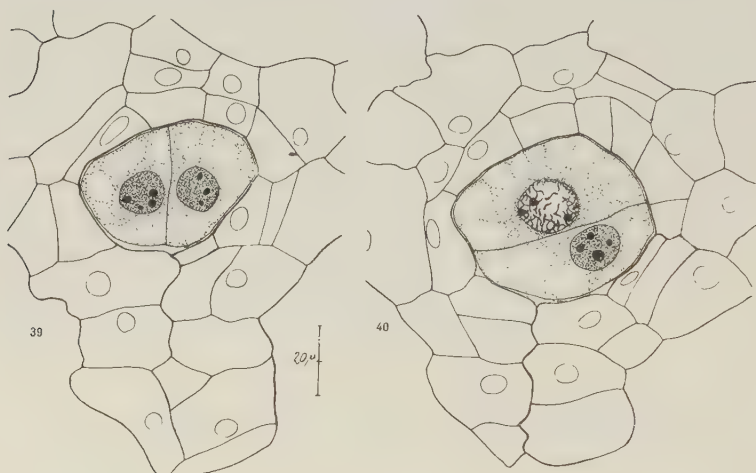


Fig. 39 et 40. — *Aneimia Phyllitidis* (L.) Sw. Coupes transversales, parallèles à la paroi basale, dans un embryon tétracellulaire. La deuxième cloison est médiane dans la moitié épibasale (fig. 39) et transverse dans la moitié hypobasale (fig. 40).

et transverse se succèdent toujours comme dans *Gymnogramme sulphurea* ; le développement des octants ne présente rien de particulier.

Chez *Aneimia Phyllitidis* nous avons observé, par contre, une particularité intéressante : après la paroi basale, il se forme dans tous les cas une cloison médiane dans la moitié antérieure (fig. 39) et une transverse dans la moitié postérieure (fig. 40). Nous n'avons pas suivi d'une façon complète la différenciation des organes embryonnaires dans cette espèce, mais il ne semble pas qu'il y ait de différences appréciables. Par suite d'une certaine asymétrie du

prothalle il est d'ailleurs très difficile d'obtenir une orientation exacte des coupes.

Enfin nous avons essayé également de suivre le développement embryonnaire chez *Hymenophyllum tunbridgense* ; mais il est matériellement impossible d'obtenir, dans cette espèce, des coupes bien orientées, dans les stades où les segments primitifs sont encore distincts. On sait que dans cette Fougère les prothalles, qui portent les archégones sur leur bord, ne présentent pas d'éléments de symétrie permettant une orientation précise des coupes. L'embryogénie de cette espèce, comme d'ailleurs celle des autres représentants de la famille, reste donc inconnue.

Dans les stades plus avancés la constitution de l'embryon et les rapports des organes sont les mêmes que dans les autres Fougères leptosporangées.

III. RÉSUMÉ

Nos observations sur le développement embryonnaire du sporophyte chez plusieurs Fougères leptosporangées, appartenant à différentes familles, peuvent être résumées comme suit :

La première paroi, ou paroi basale, apparaît toujours à peu près perpendiculaire à la direction longitudinale du prothalle et partage le zygote en deux cellules à peu près égales, comme dans toutes les espèces décrites jusqu'à présent. Lorsqu'il y a inégalité, la cellule postérieure est plus grande.

La deuxième et la troisième segmentation ne s'effectuent jamais conformément au schéma classique. Dans un très grand nombre d'embryons examinés chez *Gymnogramme sulphurea* Desv ; *Dryopteris parasitica* Ktz, *Lygodium japonicum* (Thbg.) Sw, et *Aspidium Filix-Mas* Sw., la paroi médiane, dite octante précède toujours la paroi transverse dite quadrante ; dans un seul cas chez *Aspidium Filix-Mas* et dans les quelques cas observés chez *Aneimia phyllitidis* (L.) Sw., la cellule épibasale (antérieure) se divise par une paroi médiane, tandis que la cellule hypobasale prend une cloison transverse.

Le stade octocellulaire présente l'uniformité qu'on lui connaît

dans toutes les Fougères leptosporangiées ; quelquefois, dans la même espèce, il peut y avoir une inégalité des « octants » postérieurs par suite d'une obliquité de la paroi médiane.

Les octants n'ont pas une croissance apicale comme on l'admet généralement.

La formation d'un « Epibasalglied » d'un « Hypobasalglied », et d'un « carré fondamental » dans le sens de Vouk, n'est pas un fait général.

La première feuille tire son origine du développement égal des deux octants antéro-inférieurs, sans qu'il y ait, à aucun stade, prédominance de l'un de ceux-ci par la formation d'une initiale typique.

L'initiale de la première racine apparaît dans l'un des octants postéro-inférieurs de la manière déjà décrite par différents auteurs.

Le pied ne résulte pas uniquement des deux octants postéro-supérieurs, une partie des deux octants antéro-supérieurs participant à sa constitution.

La différenciation d'une initiale de tige, qui est un fait relativement tardif, ne s'effectue pas conformément aux descriptions des auteurs ; cette initiale naît dans l'un des octants antéro-supérieurs à partir d'une cellule en forme de pyramide à base triangulaire, renversée, qui reste en contact avec la paroi médiane jusqu'à un stade embryonnaire très avancé, au lieu d'occuper une position apicale dans cet octant. Chez *Gymnogramme sulphurea* cette cellule présente des caractères cytologiques particuliers.

L'initiale de la première racine et celle de la tige ne se trouvent pas obligatoirement du même côté de la paroi médiane, comme le veulent certains auteurs ; elles peuvent apparaître indifféremment du même côté ou des deux côtés opposés par rapport à cette paroi.

La cellule initiale de la deuxième feuille peut naître soit dans le même octant que l'initiale de la tige, ce qui correspond au cas de *Ceratopteris* considéré comme exception, soit dans l'octant antéro-supérieur voisin de celui de la tige ; dans les deux cas, cette initiale résulte d'un segment primitivement séparé dans l'octant originel et n'occupe pas une position apicale dans celui-ci.

Les prothalles de *Pellaea viridis*, développés en conditions normales de culture produisent à la fois des organes reproducteurs fonctionnels et des sporophytes apogames ; les embryons provenant de zygotes avortent à des stades plus ou moins avancés alors que

les ébauches apogames produisent toujours des plantules. Nous obtenons ainsi la preuve que, dans certains cas tout au moins, l'apogamie des Fougères ne peut pas être attribuée, comme l'affirment certains auteurs, aux conditions extérieures défavorables à la formation et au fonctionnement d'organes reproducteurs.

Chez cette espèce, dans l'embryon provenant de l'œuf, les cloisonnements présentent des orientations très irrégulières qui semblent être provoquées par la pression anormale qu'exerce le tissu gamétophytique environnant.

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTULE

I. HISTORIQUE

La structure morphologique des plantules, plus accessible aux anciennes méthodes d'investigation semble mieux connue que celle de l'embryon.

A part les descriptions incertaines ou par trop incomplètes que donnent d'anciens auteurs (HOFMEISTER, HANSTEIN, KNY, JANEZEWSKI et ROSTAFINSKI, etc.), on trouve des détails assez précis sur la constitution morphologique des plantules de Fougères (pour la plupart des Polypodiacées) dans les mémoires de GÉRARD (1884), LECLERC DU SABLON (1890), CAMPBELL (1887), BOODLE (1900 et 1901), JEFFREY (1902), CHANDLER (1905) et CHAUVEAUD (1903, 1906, 1914 et 1921).

Mais en général tous les auteurs décrivent la structure des premiers organes du sporophyte et plus particulièrement celle de la tige, à différents niveaux, sans se préoccuper de la manière dont s'édifie la plante et des rapports existant entre les feuilles et les racines successives.

Comme l'étude de ce dernier point de vue, qui a été particulièrement envisagé par CHAUVEAUD pour illustrer la conception de « phyllorhize », constitue le but principal de ce chapitre, il ne sera pas fait une analyse complète des travaux concernant la morphologie des plantules. Au cours de la description des faits observés, il sera donné les indications nécessaires, lorsque ceux-ci ne correspondent pas aux affirmations des auteurs où lorsqu'ils ont échappé à leurs observations.

Nous limitons donc l'historique à un exposé de la conception, de « phyllorhize », en ce qui concerne les Fougères, aux critiques et aux recherches consécutives à cette théorie.

La conception de phyllorhize, ébauchée en 1904, puis formulée en 1914, est amplement développée, par CHAUVEAUD, en 1921.

Dans son remarquable mémoire sur « *La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie* » l'illustre anatomiste prend comme exemples pour les Fougères, le développement de *Ceratopteris thalictroïdes* et celui de *Polypodium vulgare*.

Aux dépens du massif cellulaire issu des premiers cloisonnements de l'œuf, auxquels l'auteur n'attribue aucune importance embryogénique, se forment deux organes nettement différents : la *phylle*, dirigée vers le haut, ayant tout à fait l'aspect d'une feuille et la *rhize*, dirigée vers le bas, ayant tout à fait l'aspect d'une racine. Ces deux organes constituent ensemble l'unité fondamentale dans l'organisation des plantes vasculaires, désignée sous le nom de *phyllorhize*. Au point d'union de ces deux parties se trouve le pied par lequel la phyllorhize est fixée au prothalle. A la base de la phylle se trouve le reste du massif initial qui n'a pas été employé à l'édification de la première phyllorhize. Il correspond au point végétatif de la tige. L'insertion de ce massif permet de distinguer dans la phylle deux portions : l'une basilaire, en dessous, appelée *caule* et qui correspond à ce que les auteurs classiques désignent sous le nom de tige ; l'autre terminale correspondant à la feuille des auteurs, est désignée sous ce même nom de feuille. A partir du massif initial situé à la base de la première feuille se différencie une deuxième phyllorhize semblable à la première. A la base de la phylle de cette deuxième phyllorhize subsiste le massif initial légèrement soulevé par l'allongement de la base phyllaire. Ce massif donne une troisième phyllorhize et ainsi de suite. Entre les phylles et les rhizes correspondantes se différencient des éléments conducteurs directs. D'autres vaisseaux, nommés intercaulaires, s'établissent entre les systèmes vasculaires des phyllorhizes successives.

Donc la plante s'édifie par l'apparition d'unités élémentaires, ou phyllorhizes, dont les caules sont coalescentes et forment ce qu'on appelle tige.

Ce développement subit souvent des modifications brusques par suppression de l'une des parties constitutives de certaines phyl-

lorhizes. Il subit également et d'une façon constante, des modifications progressives que l'auteur fait entrer dans la loi présentant sous une forme synthétique le développement de la plante :

« Durant les premiers stades du développement de la plante, la distance qui sépare, dans le temps et dans l'espace, deux phyllorhizes successives décroît, tandis que leur taille et leur différenciation vont au contraire en croissant, d'où résulte la fusion progressive des caules et la formation d'un ensemble, représentant la tige, qui paraît acquérir une individualité de plus en plus complète ».

L'auteur fait remarquer toutefois que la loi ainsi présentée ne doit pas être interprétée avec une rigueur mathématique, mais avec la seule précision que comportent de pareils faits.

Parmi les critiques formulées contre la théorie de la phyllorhize, nous retiendrons celles qui concernent les Fougères.

A ce sujet BOWER (1923) considère que les observations sur lesquelles s'appuie CHAUVEAUD pour édifier la théorie de la phyllorhize sont limitées à deux espèces représentant des types évolués, et lui reproche d'autre part de ne pas tenir compte des premiers stades embryonnaires.

BUGNON (1924) relève le fait que les descriptions de CHAUVEAUD manquent de précision au sujet du rôle des initiales, et formule trois hypothèses concernant l'origine relative de ces initiales pour une phylle et un massif initial contigus : a) La cellule apicale du massif initial et celle de la phylle dérivent de la dichotomie d'une seule cellule apicale préexistante ; b) La cellule apicale du massif initial s'individualise plus ou moins tardivement aux dépens de l'une des cellules dérivées de l'initiale de la phylle ; c) L'initiale de la phylle s'individualise plus ou moins tardivement aux dépens de l'une des cellules dérivées de la cellule apicale du massif initial.

L'auteur observe que seule la troisième hypothèse paraît conforme aux faits connus. Dans ce cas la caule de la phylle considérée toujours comme limitée au sommet par le massif initial ne peut provenir des recloisonnements de l'initiale phyllaire ; celle-ci ne peut donner naissance qu'à la feuille ; la caule ne peut être due qu'à l'activité méristématique des cellules dérivées directement de l'apicale du massif initial et qui séparent dès leur origine les initiales phyllaire et rhizaire. « Si la caule, dit l'auteur, est l'organe essentiel de la phyllorhize, comme elle se forme par l'activité d'initiales

propres, desquelles les initiales des feuilles dérivent secondairement elle ne peut plus être autre chose qu'un axe à point végétatif terminal, produisant latéralement des appendices foliaires ».

En 1931, BECQUEREL (P.) a constaté que les plantules de *Polystichum Filix-mas* développées à la surface d'une solution minérale liquide s'édifient par formation de phyllorhizes complètes, qu'il a pu suivre jusqu'à la quatrième. Chez les plantules submergées il y a avortement de rhizes.

Quoique l'auteur fasse remarquer que la première phyllorhize se forme sans qu'il y ait eu une initiale de tige, la différenciation d'initiales et leur fonctionnement ne sont pas envisagés. Sans nier l'intérêt des observations de BECQUEREL on remarquera toutefois que l'espèce qui fait l'objet de son étude appartient à la même famille que les espèces étudiées par CHAUVEAUD.

Aussi était-il intéressant de suivre le développement de plusieurs espèces, appartenant à différentes familles et de préciser le rôle des initiales.

II. RECHERCHES PERSONNELLES

Nous avons étudié le développement des plantules chez de nombreuses espèces de Fougères, appartenant aux familles suivantes : *Polypodiacées*, *Parkeriacées*, *Cyatheacées*, *Schizaeacées*, *Hymenophyllacées*.

Un certain nombre des espèces qui font l'objet de notre étude ont été examinées à la fois au point de vue anatomique et au point de vue de la morphologie externe. D'autres espèces plus nombreuses ont été examinées seulement à ce dernier point de vue.

Pour la description détaillée de la morphologie interne nous avons choisi *Gymnogramme sulphurea*, parce que d'une part cette espèce fait l'objet principal des recherches exposées dans les autres chapitres de notre travail et d'autre part l'initiale du point végétatif de la tige apparaît plus distincte que dans d'autres espèces, comme nous l'avons déjà montré.

GYMNOGRAMME SULPHUREA DESV.

Morphologie externe. — Après l'éclatement de l'enveloppe archégoniale, pendant que la première racine s'allonge et s'enfonce dans la terre, la première feuille, sortie du côté antérieur du prothalle, un peu recourbée en crochet, s'accroît par le pétiole et par le limbe. Au moment où celui-ci sort de l'archégone on distingue déjà les

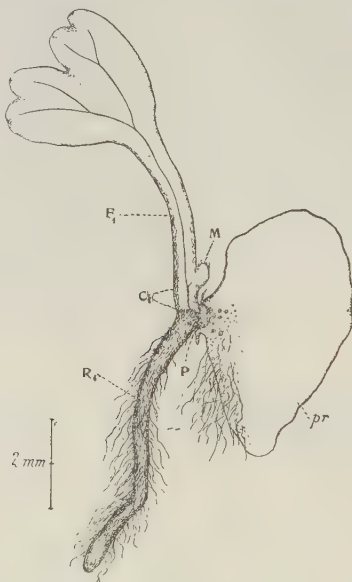


Fig. 41. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Plantule au stade à une seule phyllorhize. — F_1 , première feuille ; C_1 , première caule ; R_1 , première rhize (racine) ; M, massif initial ; pr, prothalle.

ébauches des quatre premiers lobes qui, dans la plupart des cas, subissent ensuite une nouvelle dichotomie.

Lorsque la première feuille et la première racine sont déjà bien développées (fig. 41) la plantule est constituée par ce que CHAUVÉAUD appelle la première phyllorhize. Au point d'union de la feuille et de la racine se trouve le pied, par lequel la jeune plante est encore attachée au prothalle.

Un peu au-dessus du pied, du même côté que cet organe, on distingue une petite saillie qui représente ce que la plupart des

auteurs considèrent comme point végétatif de la tige et que CHAUVÉAUD désigne sous le nom de massif initial. La partie comprise entre le niveau d'insertion de ce massif et le pied représente la première portion de la tige que CHAUVÉAUD appelle première *caule*.

Au dépens du massif initial qui, à peine saillant au début, s'accroît de plus en plus, se différencie une deuxième feuille et une deuxième racine. Les deux organes apparaissent distincts à la loupe

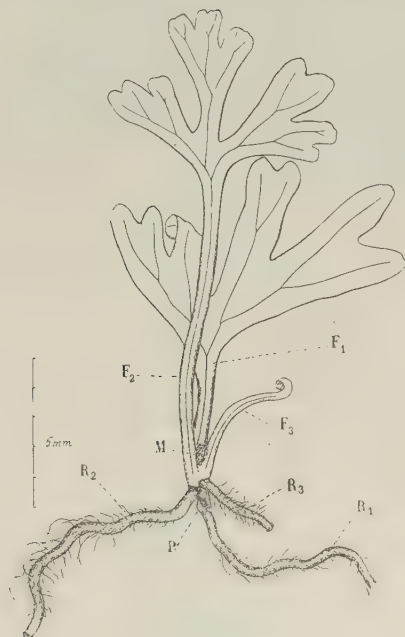


Fig. 42. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Plantule à trois phyllorhizes.

à un stade où la première feuille a atteint à peu près sa taille définitive : ils constituent, avec la portion qui les unit, la deuxième phyllorhize.

Lorsque la deuxième feuille est complètement développée elle présente une taille plus grande et une structure plus compliquée que la première. A ce stade, le massif initial se trouvant soulevé à la base de la deuxième feuille a déjà produit une nouvelle phyllorhize. (fig. 42). La troisième feuille, complètement développée, est encore plus grande et plus compliquée que la deuxième (fig. 43).

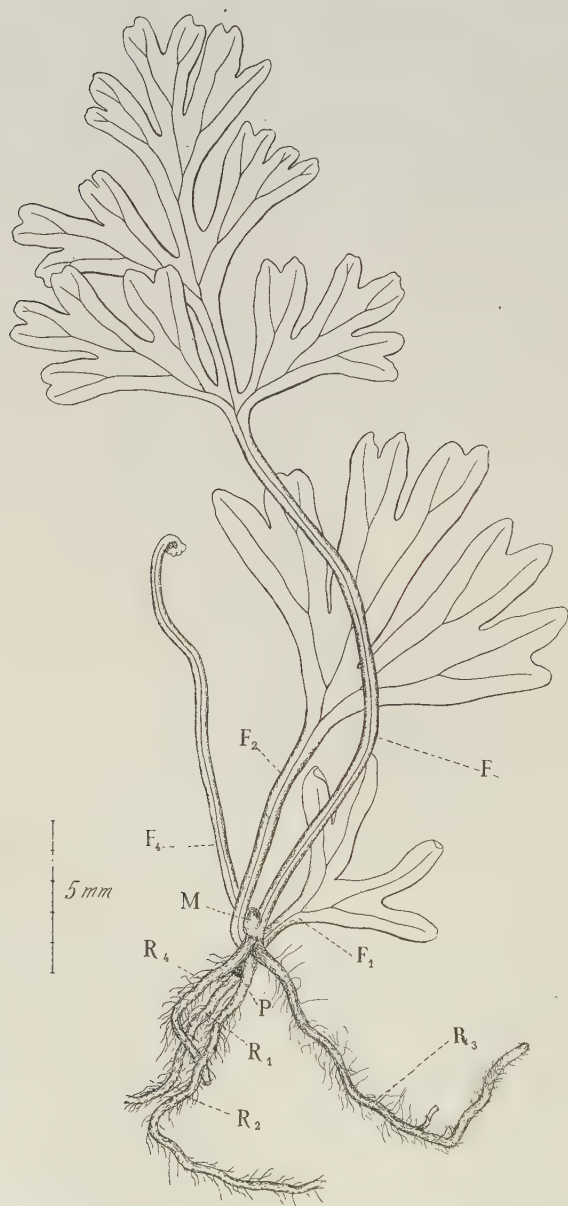


Fig. 43. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Plantule à quatre phyllorhizes.

La jeune plante poursuit son édification en produisant de nouvelles phyllorhizes, conformément à la loi formulée par CHAUVEAUD.

L'examen de plantules à des stades allant jusqu'à dix phyllorhizes nous a montré une correspondance parfaite des feuilles et des racines successives, avec cette exception toutefois que la deuxième racine très souvent avorte ou ne se différencie pas.

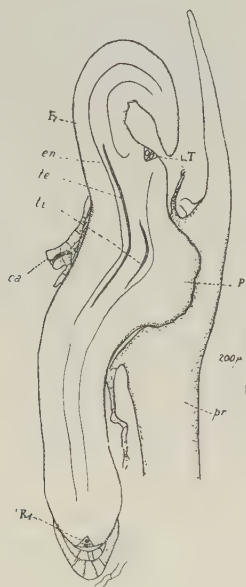


Fig. 44. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Figure demi-schématique montrant une coupe longitudinale médiane dans une plantule à peine vascularisée. — F_1 , première feuille ; R_1 , première racine ; P, pied ; T, cellule initiale du point végétatif ; pr, prothalle ; ca, col archégonial ; ea, enveloppe archégoniale ; ti et te, premières trachéides différenciées dans les faisceaux interne et externe du jeune sporophyte.

Morphologie interne. — Dans le premier chapitre nous avons suivi dans tous les détails le développement de l'embryon de cette espèce, à partir de l'œuf, jusqu'au stade où la première feuille et la première racine percent l'enveloppe archégoniale et viennent en contact direct avec le milieu extérieur.

Dans le présent chapitre, après avoir examiné la morphologie externe des plantules, nous allons continuer à suivre les faits anatomo-

miques en assistant d'abord à la première vascularisation du jeune sporophyte, ensuite à la formation de nouveaux organes.

Les premières trachéides sont distinctes à un stade où la taille du jeune sporophyte est trois fois plus grande qu'au moment de l'éclatement de l'enveloppe archégoniale (fig. 44). A ce stade dans une coupe longitudinale médiane on peut distinguer une file de longues trachéides scalariformes, d'un diamètre relativement réduit qui unit la première feuille à la racine, du côté externe de celle-ci. Une autre série de trachéides se différencie du côté interne (du côté du prothalle) entre la racine et le massif initial ; au niveau du pied ces trachéides sont plus courtes et plus larges que dans le reste du parcours. Il y a aussi un léger recourbement de ce faisceau vers le pied, sans qu'il y ait toutefois un cheminement de vaisseaux dans cet organe, comme l'a observé CHAUEAUD chez *Polypodium vulgare*.

Il est important d'ajouter que les trachéides qui unissent la première feuille à la racine, sont ontogénétiquement plus primitives que celles qui se différencient au-dessus du pied entre la racine et le point végétatif de la tige.

Les coupes transversales effectuées à différents stades et à différents niveaux de la première phyllorhize montrent une structure comparable à celles décrites par les auteurs pour d'autres Polypodiacées. Ainsi la première racine présente toujours la structure diarche typique. Les premières trachéides, différenciées à deux pôles opposés, dans le plan médian de la plantule, se trouvent parfois en contact direct avec l'endoderme (fig. 47). Immédiatement au-dessous du pied, dans l'un des faisceaux de la racine, celui qui se trouve du côté du prothalle, les trachéides sont plus larges et en plus grand nombre. Au niveau moyen du pied l'inégalité des deux faisceaux de xylème est encore plus accentuée (fig. 46). A ce niveau les deux faisceaux restent distincts jusqu'à un stade assez avancé, ensuite ils s'unissent en une seule bande de xylème avec le phloème des deux côtés (fig. 45).

Parfois lorsqu'on examine des coupes effectuées à la base de la première racine, à un stade où celle-ci a atteint la structure définitive, on a l'impression qu'il y a un seul faisceau, avec un seul pôle de différenciation. On peut s'expliquer ainsi pourquoi CAMPBELL considère la première racine des Fougères leptosporangées comme monarche, contrairement aux observations des autres auteurs cités.

Chez *Gymnogramme sulphurea*, comme d'ailleurs dans toutes les espèces que nous étudions, la structure de la première racine est toujours diarche. Dans la partie moyenne de la première portion de la tige (première caule) le xylème qui présente également deux pôles

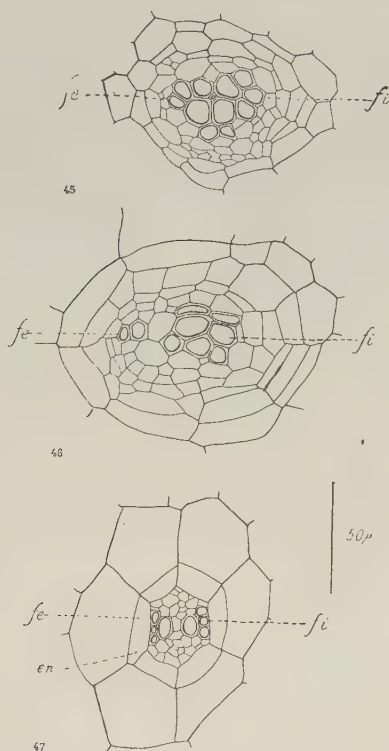


Fig. 45 à 47. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupes transversales à différents niveaux d'une plantule à peu près au stade que représente la figure 41. Fig. 45, cylindre central au niveau moyen de la première caule ; fig. 46, niveau du pied ; fig. 47, première racine, près de la base. — *fi* et *fe* représentent respectivement les faisceaux xylémiques interne et externe.

de différenciation, revêt finalement l'aspect d'un cordon cylindrique autour duquel se trouve le phloème.

Deuxième phyllorhize. — Nous avons déjà montré dans le premier chapitre que l'initiale de la deuxième feuille apparaît indépendamment de l'initiale de la tige, dans le même octant que celle-ci ou dans l'octant voisin (fig. 26, 27, 28).

Peu après la différenciation de l'initiale de la deuxième feuille s'individualise, en dessous, l'initiale de la deuxième racine. Entre ces deux initiales se trouvent des éléments méristématiques qui produiront la deuxième caule (fig. 48 à 51). S'il est vrai, comme l'observe BUGNON, que les éléments qui produisent cette deuxième caule ne proviennent pas de l'initiale qui produit la deuxième feuille, il n'est pas moins vrai que ces éléments ne dérivent pas de l'initiale du point

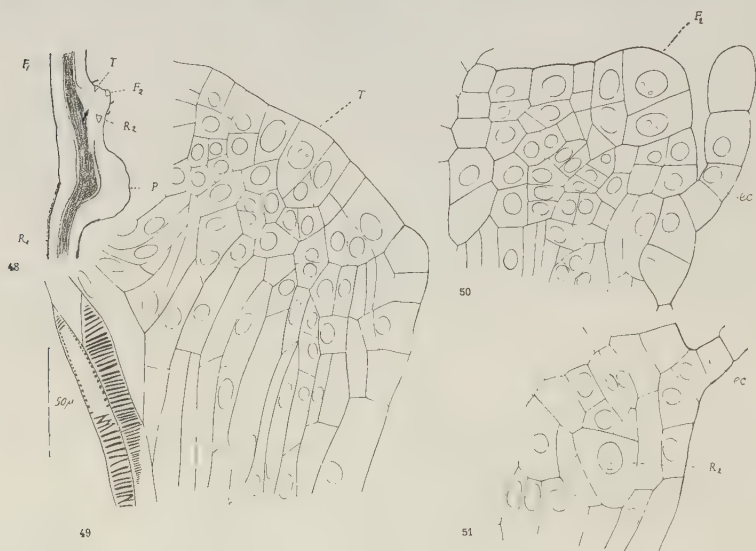


Fig. 48 à 51. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Figures montrant l'individualisation de la deuxième phyllorhize dans le massif initial. — F_1 , première feuille ; R_1 , première racine ; F_2 , ébauche de la deuxième feuille ; R_2 , initiale de la deuxième racine ; T initial du point végétatif.

végétatif de la tige. Ces cellules naissent des recloisonnements de segments séparés avant la différenciation de l'initiale du point végétatif de la tige, comme on peut s'en rendre compte en examinant comparativement les stades embryonnaires. La vascularisation de la deuxième phyllorhize, plus précoce que celle de la première, commence par la différenciation de trachéides qui continuent directement celles de la première caule vers la deuxième feuille ; elles constituent, d'après CHAUEAUD, le premier faisceau intercaulaire. Ensuite d'autres vaisseaux unissent la deuxième racine à la deuxième feuille.

La troisième phyllorhize se différencie dans le massif initial à un stade où la deuxième est à peine développée. Il est probable pour la troisième phyllorhize et certain pour les suivantes, qu'elles se différencient aux dépens d'éléments provenant de la cellule apicale du massif initial (fig. 52).

Il convient de rappeler (voir premier chapitre) que les deux premières feuilles au moins, sont nées indépendamment de cette

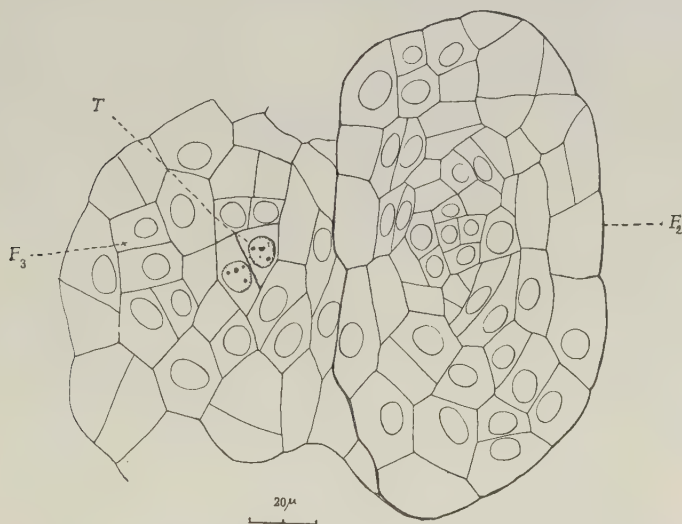


Fig. 52. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupe transversale dans le point végétatif montrant l'initiale de celui-ci (T) après l'individualisation de la deuxième feuille (F_2) et de l'ébauche de la troisième feuille (F_3).

initiale ; celle-ci ne peut donc servir à définir la tige, mais doit être considérée comme un pôle de croissance aux dépens duquel se continuera l'édification de la plante.

SCOLOPENDRIUM VULGARE SM.

Comme nous l'avons déjà montré en 1931, cette espèce offre un exemple particulièrement typique pour la succession des phyllorhizes. En effet, chez les plantules de cette Fougère, on constate une correspondance parfaite du nombre des feuilles et des racines qui a pu être suivie jusqu'au stade de quinze phyllorhizes.

Cette correspondance peut être constatée encore plus tard mais il devient alors impossible, à cause de la destruction des premières feuilles et des premières racines, de déterminer le stade auquel correspondent celles que l'on observe.

Dans les stades beaucoup plus avancés on voit se former deux ou plusieurs racines sous chaque feuille. Ce fait explique les contradictions trouvées à cet égard dans les mémoires des divers auteurs qui se sont occupés — accidentellement d'ailleurs — de la *Scolopendre* (1).

Etant donné ces contradictions, il nous semble intéressant d'indiquer les résultats d'une statistique établie après examen au binoculaire des plantules de cette Fougère, à partir du stade à deux feuilles jusqu'à celui à quinze feuilles. Sur 303 de ces plantules, 235 présentaient un nombre égal de feuilles et de racines, alors que dans 48 il y avait une racine de moins, dans 4 il en manquait deux, et dans 16 plantules il y avait une racine de plus.

Les exceptions constatées dans cette statistique semblent indiquer un balancement physiologique, car dans la plupart des cas où il y avait une racine avortée, la feuille précédente était plus ou moins ratatinée et dans les cas où il se formait une racine supplémentaire, une racine précédente était détruite.

Au point de vue anatomique, le développement du sporophyte chez *Scolopendrium vulgare* se montre tout à fait favorable pour l'étude de la différenciation de phyllorhizes dans le massif initial. La figure 53 qui représente une coupe longitudinale dans ce massif en est un exemple. On y voit la deuxième phyllorhize, encore à l'état embryonnaire, et les initiales de la troisième phyllorhize. L'initiale du point végétatif se trouvant dans une autre coupe de la même série n'est pas représentée.

Dans les plantules de nombreuses autres Polypodiacées, dont nous donnons la liste au début de ce mémoire, nous avons retrouvé les mêmes rapports dans la position et dans le nombre des feuilles et des racines. Chez certaines espèces, comme *Ceterach officinarum* *Cystopteris fragilis*, il se forme toujours une seule racine sous chaque

(1) Sous chaque feuille, il existe deux racines d'après DUVAL-JOUE, une seule suivant CONWENTZ et constamment plusieurs d'après LACHMAN. Le désaccord paraît dû au fait que chaque auteur a examiné des stades différents.

feuille, même dans les sporophytes adultes, alors que dans d'autres espèces ce caractère se maintient seulement chez les plantules.

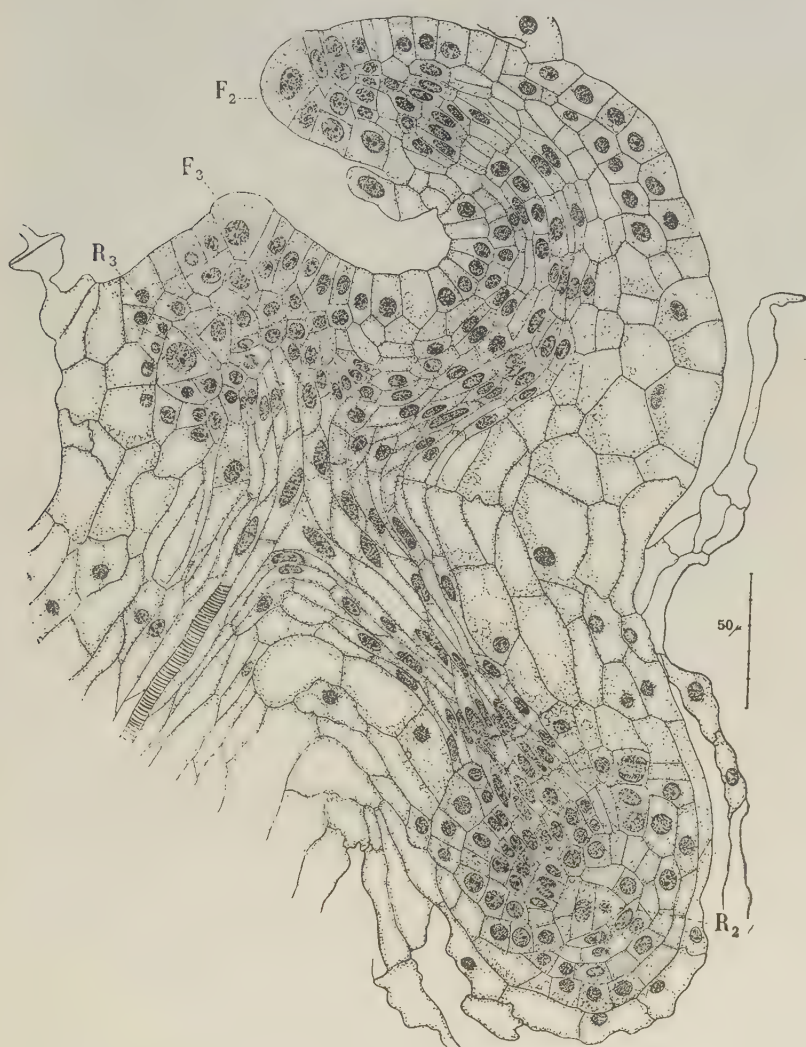


Fig. 53. — *Scolopendrium vulgare* Sm. Coupe longitudinale dans le point végétatif d'un jeune sporophyte montrant l'individualisation de la deuxième et de la troisième phyllorhizes. — F₂, F₃, ébauches de la deuxième et de la troisième feuilles ; R₂, R₃, initiales de la deuxième et de la troisième racine. On observe aussi la différenciation d'une trachéide dans le cordon procambial qui unit la première phyllorhize à la deuxième.

ALSOPHILA AUSTRALIS R. BR.

Le développement des plantules d'*Alsophila australis* présente un intérêt encore plus grand que les espèces précédentes, car d'une part cette espèce offre l'exemple d'une Fougère arborescente et d'autre part elle appartient à la famille des Cyathéacées dont l'ontogénie du sporophyte était encore peu connue.

Dans cette espèce nous avons constaté que l'édification de la plantule s'effectue par formation de phyllorhizes successives de plus en plus grandes et de plus en plus compliquées, qui apparaissent nettement distinctes jusqu'à la quinzième.

Une statistique analogue à celle faite pour la Scolopendre fait ressortir une grande régularité en ce qui concerne la correspondance des feuilles et des racines successives.

En effet, sur 268 plantules examinées, à des stades allant jusqu'à la quinzième phyllorhize, nous avons trouvé seulement 14 plantules où il y avait avortement ou non différenciation d'une racine. Au delà de ce stade sous chacune des nouvelles feuilles, selon leur taille, il se forme deux ou plusieurs racines.

La structure interne des plantules d'*Alsophila australis* s'organise comme dans les Polypodiacées. Les premières trachéides se différencient directement entre la première feuille et la première racine et entre celle-ci et le point végétatif de la tige. La première racine est diarche comme les suivantes. Au niveau du pied, les deux faisceaux de xylème s'unissent en une seule bande qui, un peu au-dessus de ce niveau, devient cylindrique. Il y a différenciation simultanée des feuilles et des racines correspondantes comme dans les plantules de Scolopendre.

Nous avons observé un développement identique à celui d'*Alsophila australis* dans une espèce indéterminée de *Cibotium*.

LYGODIUM JAPONICUM (THBG.) SW.

Au point de vue qui nous occupe, les plantules de *Lygodium japonicum* ont un développement sensiblement identique à celui des espèces précédemment décrites. Dans les premiers stades les feuilles et les racines successives se correspondent dans une forte

proportion, à l'exception de la deuxième racine dont l'absence est assez fréquente.

La structure interne, décrite en partie par BOODLE (1901) s'organise comme dans les Polypodiacées. Ajoutons que les premières trachéides qui apparaissent dans le jeune sporophyte, unissent directement d'une part la première racine à la feuille, du côté externe, et d'autre part, du côté interne, la première racine au point végétatif de la tige. Donc à un stade jeune la première portion de la tige (première caule) présente, comme la racine, deux faisceaux de xylème qui s'unissent ensuite pour constituer un cordon plus ou moins arrondi. Chez une autre Schizaeacée, *Aneimia Phyllitidis*, dont la structure des plantules est également décrite par BOODLE, la correspondance des feuilles et des racines successives apparaît avec la même fréquence que dans *Lygodium*.

HYMENOPHYLLUM TUNBRIDGENSE (L.) SM.

Le développement de cette Fougère, comme d'ailleurs celui de toutes les Hymenophyllacées, est encore peu connu. JANCZEWSKI et ROSTAFINSKI (1875), après avoir examiné deux plantules de *Hymenophyllum tunbridgense* donnent la description suivante : « Toute la plantule était composée de quatre organes, savoir : la racine, altérée au sommet et recouverte de poils radicaux, le pied de l'embryon, le bourgeon et enfin la première feuille, complètement simple ». Malgré le matériel d'observation très limité, ces savants ont conclu que la racine observée par eux est « la première et en même temps la dernière dans toute la plante, et ne tarde pas à se désorganiser ».

Ayant eu l'occasion de récolter de nombreuses plantules d'*Hymenophyllum tunbridgense* aux environs de Cherbourg (Manche) et d'étudier leur constitution, nous avons pu constater que les descriptions de JANCZEWSKI et ROSTAFINSKI ne correspondent pas entièrement aux faits.

Les premiers organes du jeune sporophyte qui est fixé par le pied au bord du prothalle, présentent entre eux la même disposition que l'on rencontre dans toutes les Fougères leptosporangées (fig. 54); mais, contrairement aux descriptions des deux auteurs cités, la pre-

mière racine continue un développement normal sans subir une désorganisation précoce et il y a de plus formation de racines nouvelles. Parfois une deuxième et une troisième racines se forment sous les feuilles correspondantes (fig. 55); mais dans beaucoup de cas la deuxième racine n'apparaît pas (fig. 56). Ultérieurement les racines

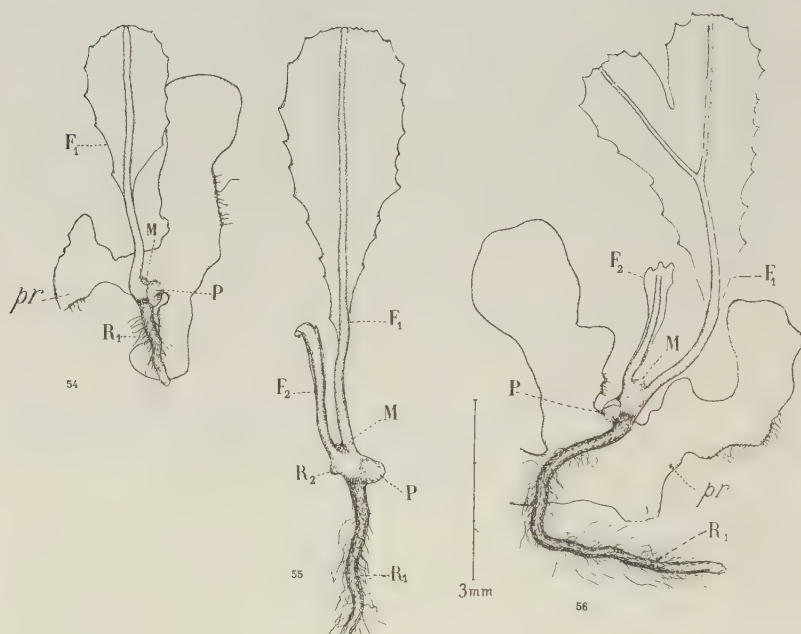


Fig. 54 à 56. — *Hymenophyllum tunbridgense* (L.) Sm. Figures représentant la constitution des plantules dans les premiers stades. — F_1 , première feuille ; R_1 , première racine ; P, pied ; M, massif initial ; F_2 , deuxième feuille ; R_2 ébauche de la deuxième racine, *pr*, prothalles.

sont de plus en plus rares. Ce fait semble être en relation avec le milieu très humide dans lequel se trouve normalement cette Fougère.

D'autre part il y a lieu de remarquer que la première feuille peut rester simple (fig. 54 et 55), ou subir une dichotomie (fig. 56). Les feuilles suivantes apparaissent de plus en plus compliquées.

III. RÉSUMÉ

Nos observations sur l'édification des plantules nous permettent de dégager les faits suivants :

Il y a typiquement correspondance entre feuilles et racines successives. Pour certaines espèces cette correspondance est facile à constater même jusqu'au stade à 15 feuilles et 15 racines. Il est plus difficile de la mettre en évidence dans les stades ultérieurs parce qu'il y a alors destruction des premiers organes.

Les irrégularités qui affectent parfois cette correspondance typique semblent pouvoir s'expliquer, dans la plupart des cas, par un balancement physiologique entre les deux sortes d'organes. Lorsqu'une feuille présente une réduction plus ou moins grande ou une altération précoce, il y a suppression de la racine suivante ; de même lorsqu'une racine est détruite il y a formation hâtive d'une racine nouvelle.

L'étude anatomique des plantules confirme la relation étroite indiquée par la morphologie externe entre les feuilles et les racines successives.

Le fonctionnement d'une initiale de tige est postérieur à l'individualisation des deux premières feuilles.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

CHAPITRE PREMIER

DEVELOPPEMENT ONTOGÉNIQUE DU SPOROPHYTE EN CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

I. HISTORIQUE

La méthode expérimentale a été souvent appliquée à l'étude du développement des Fougères. Mais, tandis que les observations concernant la morphologie du gamétophyte, la formation d'organes reproducteurs et le phénomène d'apogamie sont déjà nombreuses, les recherches sur le développement du jeune sporophyte en conditions expérimentales sont très limitées.

Comme nos recherches portent particulièrement sur ce dernier point, les autres sujets ne seront pas envisagés dans cet aperçu bibliographique. Lorsqu'il en sera question, accessoirement d'ailleurs, dans l'exposé des observations personnelles, nous donnerons les indications bibliographiques nécessaires.

A notre connaissance, les premières observations expérimentales sur le développement embryonnaire ont été faites par LEITGEB en 1878 et en 1879.

A cette époque SADEBECK avait émis l'opinion que l'orientation de la première paroi de division de l'œuf et celle des organes embryonnaires, pourraient être influencées par les facteurs extérieurs, notamment la pesanteur. Selon cet auteur, le caractère positif géotropique de la racine apparaîtrait aussi bien au moment de la première division de la cellule-œuf en deux moitiés, qu'au moment de la division en quadrants qui lui succède. C'est le quadrant le plus près de la terre qui produirait la racine.

En s'appuyant sur des observations expérimentales, LEITGEB montre, par contre, que la position de la première paroi ainsi que celle des premiers organes du sporophyte par rapport à l'archégone et au prothalle ne sont pas influencées par la pesanteur.

En 1878, cet auteur a observé que chez *Marsilia* la première division de l'œuf a une orientation normale, quelle que soit l'orientation du prothalle issu de la macrospore ; d'autre part, l'octant qui forme la première racine est toujours situé du côté du col de l'archégone, même lorsque celui-ci est dirigé vers le zénith.

L'année suivante, LEITGEB décrit le développement d'embryon et de plantules de *Ceratopteris thalictroïdes* en conditions expérimentales.

Les prothalles cultivés en solution minérale liquide, dans des verres de montre et éclairés seulement pard dessous, produisaient, sur leur face supérieure, des archégones qui donnaient ensuite des embryons normaux. Malgré le grand nombre d'embryons examinés, à différents stades, l'auteur n'a constaté aucune modification appréciable ; racine et cotylédon se formaient toujours du côté du col archégonial. Jusqu'au stade à deux feuilles, où les plantules étaient détruites par les champignons qui infectaient les cultures, elles avaient un développement normal.

D'autre part, des cultures sur de la terre, au moment où la plupart des prothalles avaient produit des archégones, étaient suspendues à l'envers et éclairées par dessous, à l'aide d'un miroir. Dans ces conditions, il y avait développement de nombreuses plantules d'aspect normal. La partie hypocotylée ne présentait aucune courbure géotropique vers le haut, mais était dirigée verticalement vers le bas. Elle se montrait ainsi influencée seulement par la lumière. Les racines étaient fixées au substratum humide par de nombreux

poils absorbants, le géotropisme étant vaincu par l'action de la surface humide.

Les mêmes résultats ont été obtenus dans les cultures faites sur un axe horizontal avec une rotation lente ou rapide.

A la suite des recherches de LEITGEB, il était généralement admis que ni la lumière ni la pesanteur n'ont d'influence sur le développement de l'embryon. Pour cette raison, ou peut-être pour des difficultés d'ordre technique, la méthode expérimentale n'a pas été en honneur dans les recherches d'embryogénie.

Ce n'est qu'en 1931 que cette méthode fut utilisée à nouveau pour suivre l'édification du sporophyte. Dans une note déjà mentionnée dans la première partie, Paul BECQUEREL recommande la méthode des cultures pures aseptiques, en milieu minéral liquide pour « refaire sur des bases nouvelles l'organographie des cryptogames vasculaires ». L'auteur a suivi le développement de quelques embryons de *Polystichum Filix-mas* dans ces conditions et a constaté que « l'organographe de cette Fougère ne suit aucunement les lois que l'on enseigne habituellement ». Mais la description des faits manque de précision sur les stades embryonnaires (1). D'autre part, l'auteur ne dit pas si les faits qu'il présente ont une valeur générale pour l'espèce étudiée ou s'ils sont dûs aux conditions de culture. La description que nous donnons du développement embryonnaire de cette Fougère (première partie) laisse subsister seulement la deuxième possibilité.

A la suite de cette publication, on conçoit l'intérêt qu'il y avait à reprendre l'étude du développement du sporophyte en conditions expérimentales, d'autant plus que les observations de LEITGEB sont limitées à deux espèces, toutes deux adaptées au milieu aquatique.

L'intérêt de cette étude s'accroît davantage si l'on ajoute les suggestions que donne GOEBEL. En effet, après avoir obtenu en 1907 « la régénération » de prothalles aposporiques, de bourgeons sporophytiques et de formations intermédiaires, sur les feuilles primaires de Fougères, sectionnées et cultivées séparément, l'illustre morphologiste émet, une année plus tard, l'opinion qu'il serait peut-être

(1) Rappelons qu'en ce qui concerne la plantule l'auteur a observé son édification jusqu'à la quatrième phyllorhize, et constaté l'avortement des rhizes chez les plantules submergées.

possible de produire ces manifestations de régénération également sur les feuilles primaires non séparées des plantules, en faisant subir à celles-ci des conditions de culture préliminaires. Mais, jusqu'à présent, à notre connaissance, les résultats de GOEBEL et de ses élèves (BEYERLE 1932) ont été négatifs à ce sujet.

Nous avons donc tenté d'étudier d'une part l'action des facteurs extérieurs (milieu liquide, pesanteur, lumière) sur la séparation des premiers segments dans l'œuf et l'individualisation des organes embryonnaires aux dépens de ceux-ci, et d'autre part d'obtenir une « hétéromorphose » du jeune sporophyte.

II. RECHERCHES PERSONNELLES

Pour l'étude du développement en conditions expérimentales nous avons choisi plusieurs espèces de Fougères dont nous avons déjà suivi le développement en conditions normales. Telles sont : *Gymnogramme sulphurea* Desv., *Dryopteris parasitica* Ktz, *Aspidium Filix-mas* L., *Pellaea viridis* (Forsk.) Prantl, espèces normalement terrestres, et *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn., espèce adaptée au milieu aquatique.

Les spores de ces Fougères, récoltées aseptiquement, sont ensemencées sur les milieux de KNOP et de MARCHAL, dans des larges tubes à essais et dans des flacons à fond plat, bouchés au coton et préalablement stérilisés. Les cultures sont maintenues à la lumière diffuse et à une température de 22° C à 30° C. Un certain nombre de ces cultures, pour chaque espèce, ont été placées sur un miroir, de manière à ce que les prothalles soient éclairés sur les deux faces.

Dans l'exposé des faits nous laissons de côté le développement de *Aspidium Filix-mas*, qui est identique à celui de *Dryopteris parasitica*.

GYMNOGRAMME SULPHUREA DESV.

Les prothalles.

Ensemencées en solution nutritive de KNOP ou de MARCHAL, les spores germant à la surface du liquide produisent des prothalles du type cordiforme. Ceux-ci ont les mêmes caractères que les prothalles

développés sur terre de bruyère, avec cette différence cependant que les anthéridies et les archégones se forment en nombre à peu près égal sur les deux faces, surtout lorsque les flacons portant les cultures sont placés sur un miroir.

Généralement, seuls les archégones situés sur la face inférieure du prothalle sont fécondés et produisent des embryons, car l'eau nécessaire à l'ouverture des organes reproducteurs et au transport des anthérozoïdes manque le plus souvent à la face supérieure. Cependant, en agitant de temps en temps les flacons contenant les cultures, on favorise la fécondation des archégones formés sur la face supérieure.

Les prothalles issus des spores complètement submergées dans le liquide nutritif (celles qui tombent au fond du flacon) présentent généralement l'aspect de filaments plus ou moins ramifiés et ne produisent que des anthéridies.

Ces filaments, dressés verticalement, peuvent atteindre quelques centimètres de longueur. Lorsqu'ils arrivent à la surface du liquide, l'apex de chaque branche produit un prothalle du type normal. Ainsi, à partir d'une seule spore peuvent se former de nombreux prothalles.

Lorsque les prothalles submergés sont peu nombreux dans une culture, ou que l'on renouvelle le liquide nutritif, ces prothalles peuvent acquérir l'aspect de rubans plus ou moins larges, avec ramification dichotomique ou irrégulière, sans produire toutefois d'archégones.

Pour obtenir le développement d'embryons et de plantules submergés, nous nous sommes servi de prothalles développés à la surface du liquide jusqu'à la maturation des archégones. L'immersion de ces prothalles était opérée avant l'ouverture des archégones, ou immédiatement après la fécondation que nous suivions au microscope. Les prothalles, placés au sein du liquide nutritif dans de larges tubes à essais, y étaient maintenus complètement submergés, dans des positions très variées, à l'aide d'une légère couche de coton.

Premières divisions du zygote.

Qu'il soit porté par des prothalles flottants ou submergés, le zygote subit les mêmes divisions que dans les cultures sur terre. Les orientations très variables des prothalles maintenus dans le

liquide ne semblent pas influencer sur la position des premières cloisons.

Après avoir acquis sa constitution normale, la cellule-œuf est divisée par la paroi basale, orientée perpendiculairement à la direction longitudinale du prothalle.

En général, les deux cellules qui en résultent sont égales. Cependant, quelques embryons de prothalles submergés, observés au stade bicellulaire montrent une inégalité contraire à celle qui apparaît dans la division normale de l'œuf, chez la plupart des Fougères : la cellule hypobasale est plus petite (fig. 57). Ce fait correspond aux observations de HANSTEIN, chez *Marsilia* et de LEITGEB chez *Ceratopteris*, et *Salvinia*. Serait-il en relation avec le développement en milieu aquatique ? Le nombre restreint de cas observés ne nous permet pas de l'affirmer.

Après la paroi basale apparaît toujours la paroi médiane, qui partage l'embryon en quadrants juxtaposés dans le plan du prothalle. Ensuite, la paroi transverse divise les quadrants en octants, normalement orientés.

Développement des octants. Constitution des premiers organes de l'embryon.

Les premières divisions des octants s'effectuent normalement dans la moitié épibasale ; ils peuvent montrer des variations dans la moitié postérieure, surtout chez les embryons formés sur les prothalles submergés, où cette partie embryonnaire peut apparaître, comme nous l'avons vu, plus petite dès le stade à deux cellules.

La figure 58 représente un jeune embryon, produit par un prothalle submergé. On y voit que les divisions ne s'effectuent pas avec la même rapidité dans les différents octants ; elles sont moins actives dans la moitié hypobasale. D'autre part, dans les deux octants postéro-inférieurs, la première paroi est orientée parallèlement à la paroi transverse, alors que dans le cas normal, elle est parallèle à la paroi basale, au moins dans l'octant qui produit l'initiale de la racine.

Dans les stades ultérieurs on peut voir que la différenciation d'une initiale de racine n'a lieu que très rarement dans les embryons submergés. Il est très rare, au contraire, qu'elle n'apparaisse pas ou qu'elle avorte chez les embryons développés à la surface du liquide.

A part ces différences concernant la racine, l'embryon ne semble pas subir de modifications morphologiques appréciables au cours

des stades où il est encore enfermé dans l'archégone. Les deux octants antéro-inférieurs, qui produisent la première feuille, ont un développement égal. Dans l'un des octants antéro-supérieurs, l'initiale du point végétatif de la tige apparaît de la même manière et avec les mêmes caractères cytologiques que dans les conditions normales. Le pied se développe aussi d'une façon normale ; quel-

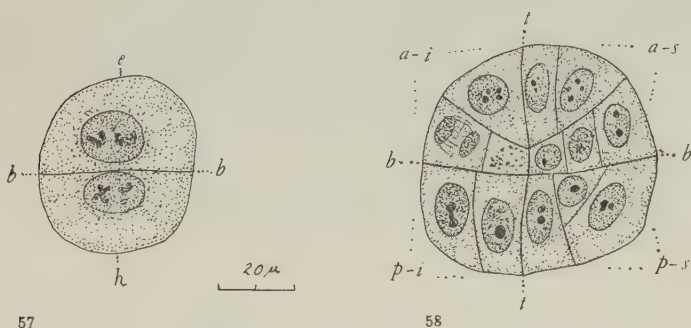


Fig. 57 et 58. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Coupes longitudinales médianes dans deux embryons développés sur des prothalles submergés après la formation du zygote, montrant l'inversion dans l'inégalité des cellules hypobasale et épibasale (fig. 57) et les modifications que subissent les cloisonnements dans les octants postérieurs (fig. 58).

quefois, il est moins vigoureux chez les embryons submergés, mais la contribution des deux octants antéro-supérieurs est toujours évidente.

Morphologie des plantules : leurs productions aposporiques.

a) *Les plantules flottantes*, par leur aspect morphologique, ne diffèrent que très peu des plantules obtenues sur de la terre. La première feuille, d'une taille plus réduite, présente aussi une nervation et une structure plus simples. Une première racine, correspondant à cette feuille, se forme comme dans le cas général ; elle n'avorte que très rarement.

Les feuilles suivantes apparaissent, elles aussi, avec une taille plus réduite et une structure plus simple que celles des feuilles analogues produites par le sporophyte développé en conditions normales ; mais les racines correspondantes n'apparaissent pas. Aussi, voit-on que les plantules flottant à la surface du liquide ont une seule racine pour plusieurs feuilles.

b) Chez les *plantules submergées*, dans la plupart des cas, la première racine manque complètement. Son initiale peut ne pas apparaître, comme nous l'avons déjà indiqué, ou avorter peu après sa différenciation, de sorte que l'enveloppe archégoniale reste entière du côté postérieur du prothalle (fig. 59 et 61). Dans d'autres cas, la racine avorte après avoir percé l'archégone et atteint déjà un certain développement (fig. 62).

Des modifications d'un plus grand intérêt biologique se produisent dans la structure et dans le développement des parties normalement aériennes (la première feuille et le point végétatif de la tige).

La première feuille non seulement apparaît avec une taille beaucoup plus réduite et une structure beaucoup plus simple que celle des plantules normales, mais produit aussi des formations prothalliennes aposporiques.

A notre connaissance, ces formations n'ont pas été signalées jusqu'à présent chez les jeunes sporophytes provenant d'un zygote.

D'après les figures 59 et 60, qui représentent des plantules développées sur prothalles submergés, on voit que les formations aposporiques peuvent naître à un stade très jeune où la première feuille est à peine sortie de l'archégone et présente une structure très simple. Dans d'autres cas les prothalles aposporiques se développent lorsque le limbe a déjà subi une bifurcation plus ou moins normale (fig. 61, 62). Les cellules marginales du limbe subissent une multiplication active qui aboutit à la formation d'un ou de plusieurs organes lamelleux constitués d'une seule assise de cellules. Lorsqu'ils sont maintenus submergés, leurs bords sont aussi irréguliers que ceux des prothalles issus de la spore maintenus dans ces mêmes conditions ; ils peuvent produire aussi des filaments.

Pour reconnaître le caractère gamétophytique de ces formations, nous les avons cultivées sur terre humide ou à la surface d'une solution KNOP. Dans ces conditions, elles acquièrent l'aspect à peu près cordiforme et produisent des rhizoïdes et des organes reproducteurs fonctionnels (1). On ne saurait donc mettre en doute leur nature prothallienne.

(1) Nous étudions au chapitre suivant le fonctionnement des organes reproducteurs et le développement de sporophytes sur les prothalles aposporiques de *G. sulphurea*.

La première feuille s'arrête donc dans son développement et produit, comme nous venons de le voir, des prothalles aposporiques.

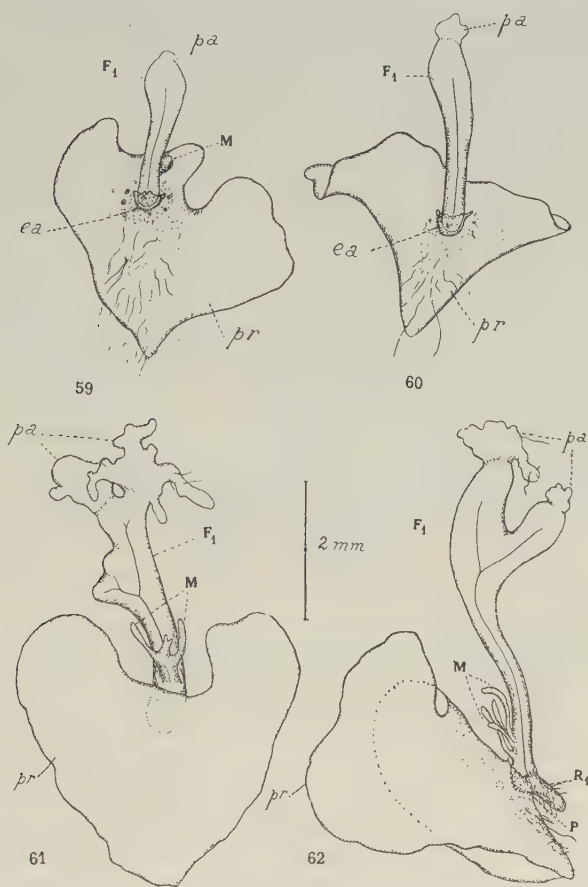


Fig. 59 à 62. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Plantules produites par des prothalles submergés après la formation du zygote. — F_1 , première feuille; R_1 , première racine; P, pied; M, massif initial, ou formations indéterminées produites par celui-ci; pa , prothalles aposporiques; ea , enveloppe archégoniale; pr , prothalle.

Le massif initial qui se trouve à la base du pétiole, au lieu de donner de nouvelles feuilles, est entièrement employé à la constitution d'un ou de plusieurs organes morphologiquement non définis, comme le montrent les figures 61 et 62. Dans certains cas, ces orga-

nes peuvent être vascularisés à la base, alors que dans d'autres ils ont l'aspect de prothalles filamenteux.

Le développement de la plantule est ainsi arrêté. Au bout de quelques semaines les organes sporophytiques présentent des nécroses plus ou moins étendues et finissent par être complètement détruits (1). Seules les formations prothalliennes continuent à vivre dans ces conditions.

c) *Submersion de plantules flottantes.* — Les plantules développées à la surface du liquide jusqu'à la formation de la deuxième feuille et submergées ensuite dans ce milieu, subissent des modifications analogues. Il y a formation de prothalles aposporiques sur les bords de la deuxième feuille comme ceux de la première et le massif initial, dévié de son fonctionnement normal, produit un organe mal défini morphologiquement. Dans ces plantules, la nécrose des organes sporophytiques est beaucoup plus rapide que dans celles qui sont produites par des prothalles submergés immédiatement après la formation du zygote. Au bout de deux ou trois semaines, seules les formations aposporiques restent vivantes.

* * *

Pour vérifier la vitalité des plantules au moment où apparaissent les formations prothalliennes, et pour nous rendre compte des causes qui provoquent cette « hétéromorphose », nous avons appliqué d'une part la méthode des colorations vitales et, d'autre part, nous avons mis ces plantules en conditions normales.

L'examen microscopique montre que chez les plantules développées dans le liquide, la formation de prothalles aposporiques précède, dans la plupart des cas, le début de la nécrose des organes sporophytiques qui les produisent. Par contre, dans le cas des plantules formées à la surface du liquide et ensuite submergées, des nécroses plus ou moins importantes précèdent la production des prothalles aposporiques. Ce dernier cas pourrait donc être considéré comme dû à un sectionnement physiologique des organes sporophytiques (feuilles) et ramené à celui que nous étudions plus loin.

(1) La destruction est plus rapide dans les cultures infectées par des Algues, Bactéries ou Champignons.

Il était donc plus intéressant d'étudier les plantules submergées ayant produit des formations prothalliennes tout en conservant la vitalité des tissus sporophytiques.

Si l'on prend soin de placer de telles plantules sur de la terre, dans une atmosphère très humide, au moins au début, elles sont capables de se réadapter à la vie aérienne. Cette réadaptation est toutefois très difficile : la plantule, après avoir végété un certain temps, meurt d'ordinaire par suite d'infections inévitables du milieu.

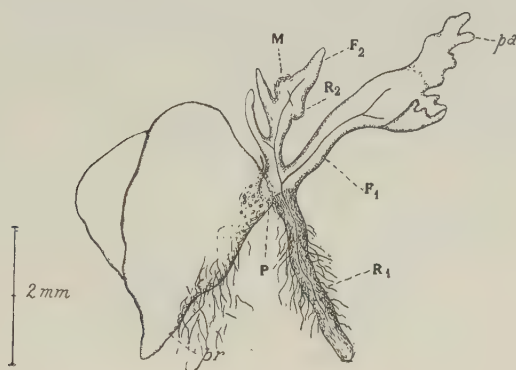


Fig. 63. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Plantule provenant de zygote, développée sur prothalles submergée jusqu'à la formation de prothalles aposporiques, ensuite cultivée, pendant 20 jours sur terre de bruyère, où elle reprend le développement normal.

Il peut arriver cependant qu'elle résiste et, dans ce cas, au bout de quelques jours, la plantule modifie son aspect morphologique et présente une évolution normale. La figure 63 en est un exemple. Vingt jours environ après le repiquage en milieu normal de culture, la première racine, au début très réduite, se développe normalement sous la première feuille. Les prothalles formés au bout de la feuille et les organes mal définis, qui se trouvent à la base de celle-ci, s'arrêtent dans leur développement. A partir de l'un de ces organes se différencient une nouvelle feuille et la racine correspondante. Le massif initial apparaît distinct à la base de cette deuxième feuille.

Il semble donc que la production de prothalles aposporiques soit le résultat des conditions défavorables de développement dans lesquelles se trouve le jeune sporophyte.

DRYOPTERIS PARASITICA KTZ.**Les prothalles**

Les spores flottant à la surface du liquide ou adhérant aux parois non submergées du flacon, produisent des prothalles lamelleux qui ont le plus souvent l'aspect cordiforme typique. Mais, parfois lorsqu'ils sont trop nombreux dans une culture, ces prothalles se présentent comme des rubans simples, dont le point végétatif est apical au lieu d'être placé dans une échancrure. Les rhizoïdes sont irrégulièrement disposés sur les deux faces du prothalle, généralement dans la région postérieure.

Avant qu'ils soient complètement développés, les prothalles flottants produisent, sur les deux faces, de nombreuses anthéridies irrégulièrement disposées. Les archégones, qui apparaissent plus tard et seulement sur les prothalles vigoureux, se forment derrière l'échancrure, sur les deux faces du coussinet.

Après la fécondation d'un ou de plusieurs archégones il peut s'en former de nouveaux. Comme dans les conditions normales, la polyembryonie est assez fréquente chez les prothalles vigoureux.

Les spores submergées produisent des prothalles qui conservent généralement l'aspect filamenteux à peu près comme dans *Gymnogramme* et ne produisent que des anthéridies. Celles-ci apparaissent en très grand nombre lorsque l'intensité lumineuse est réduite ; elles peuvent être latérales ou terminales, par rapport au filament qui les produit, isolées ou groupées en amas.

Lorsque la partie terminale d'un filament arrive à la surface du liquide, il se forme un prothalle d'aspect normal.

Développement du sporophyte.

Nous avons étudié le développement du sporophyte à partir de l'œuf dans différentes conditions : sur des prothalles complètement submergés après la formation du zygote ; sur des prothalles flottants à la surface du liquide ; sur des prothalles cultivés à la surface d'une couche de coton imbibé de solution nutritive.

Dans la plupart des cas les prothalles submergés étaient laissés

dans des positions variables (1), soit dans des tubes à essais, soit dans des flacons ; mais dans d'autres cas nous avons utilisé des tubes à une face plane où les prothalles étaient maintenus submergés dans une position verticale, à l'aide d'un tampon de coton hydrophile, l'échancrure étant dirigée vers le bas ; une seule face, la face supérieure, était éclairée, l'autre s'appuyant sur le coton.

Aux stades où l'embryon est enfermé dans l'archégone le développement est sensiblement le même dans tous les cas. Sans pouvoir préciser l'ordre de succession des trois premières cloisons de l'œuf, n'ayant pu observer des stades convenables, nous avons constaté toutefois que les octants qui en résultent ont une orientation normale. Le développement ultérieur de ces segments s'effectue également comme dans le cas normal, à cette différence près, que très souvent l'initiale de la racine ne se différencie pas ou avorte peu après sa formation.

Les organes primaires de l'embryon se différencient toujours dans une position normale par rapport à l'archégone et au prothalle. Aussi on voit l'ébauche de la première feuille perçant l'enveloppe archégoniale du côté de l'apex du prothalle, tandis que celle de la première racine sort du côté opposé, même dans les cas où nous avons maintenu les prothalles avec l'apex dirigé vers le bas.

Ultérieurement les jeunes sporophytes tendent à acquérir une position normale par rapport à la lumière et à la pesanteur. Très souvent cette position est acquise par suite d'une torsion du tissu gamétophytique qui forme comme une sorte de pédoncule à la base de l'archégone fécondé.

La constitution et la vigueur des plantules varient suivant les conditions. Les plantules produites par les prothalles placés sur une épaisse couche de coton, dont la partie inférieure trempe dans le liquide nutritif, ont un développement tout à fait normal : il y a succession de phyllorhizes complètes jusqu'à un stade très avancé. Mais il n'en est pas ainsi pour les plantules qui viennent en contact direct avec le milieu liquide. Chez les sporophytes produits par les prothalles flottants, en dehors d'un développement très lent, on constate une réduction dans la taille et la structure des feuilles et une diminution du nombre des racines.

(1) Généralement les prothalles se trouvant libres au sein du liquide acquièrent une position perpendiculaire à la direction de la lumière.

Ces modifications sont encore plus évidentes chez les plantules qui dès le début de leur développement, sont entièrement submergées. Quelques aspects de ces sporophytes sont représentés dans les figures 64, 65 et 66. Dans la plupart des cas le limbe de la première feuille reste simple, avec une seule nervure médiane, alors que normalement il présente plusieurs lobes. La première racine avorte assez souvent.

Dans certains cas il peut apparaître une deuxième et une troi-



Fig. 64 à 66. — *Dryopteris parasitica* Ktz. Embryon et plantules développées sur des prothalles submergés après la formation du zygote.

sième feuille presque aussi simples et aussi réduites que la première. Il ne se forme plus de nouvelles racines après la première, mais il y a, en revanche, formation de poils absorbants sur les feuilles.

Le développement du sporophyte s'arrête à un stade qui ne dépasse jamais celui que représente la figure 66. Le massif initial avorte en produisant un organe d'aspect cylindrique, vascularisé, mais mal défini morphologiquement.

Malgré les conditions visiblement défavorables dans lesquelles un grand nombre de ces plantules ont été maintenues, pendant plusieurs mois, nous n'avons obtenu aucun cas d'aposporie.

PELLAEA VIRIDIS (FORSK.) PRANTL

Le développement de cette Fougère en milieu minéral liquide, présente à peu près les mêmes caractères que nous avons constatés dans les cultures sur terre de bruyère. Les spores qui flottent à la surface du liquide produisent directement des prothalles cordiformes typiques. Des anthéridies et des archégones, en position

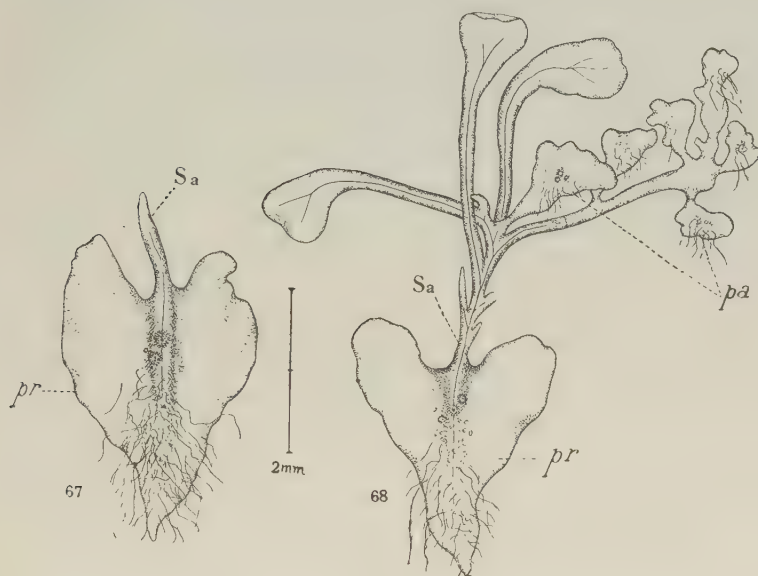


Fig. 67 et 68. — *Pellaea viridis* (Forsk) Prantl. Fig. 67, sporophyte apogame produit par un prothalle développé sur milieu de Knop ; fig. 68, plantule apogame ayant produit des prothalles aposporiques après submersion. *pr*, prothallepitosus de spores ; *Sa*, sporophyte apogame ; *pa*, prothalle aposporique.

normale, apparaissent dans beaucoup de cas, mais sont moins fréquents que dans les cultures normales. Il semble que cette suppression d'organes reproducteurs soit due à la lumière trop intense, au moins en ce qui concerne les anthéridies, car celles-ci apparaissent abondamment sur les prothalles développés en lumière réduite. Les spores qui germent au sein du liquide nutritif donnent des prothalles filamenteux ou en forme de rubans, d'aspects variés, sur lesquels peuvent se produire seulement des anthéridies.

Dans tous les cas, les organes reproducteurs paraissent fonctionnels. Comme nous l'avons déjà observé chez les prothalles obtenus en culture sur de la terre, l'ouverture des archégones et l'entrée des anthérozoïdes s'opèrent normalement ; des embryons peuvent se produire à partir de l'œuf qui résulte de la fécondation, mais ils avortent et ce sont des ébauches apogames qui produisent des plantules. Les ébauches sporophytiques peuvent apparaître sur la face inférieure du coussinet. Mais dans d'autres cas, assez fréquents, ces bourgeons peuvent naître à partir d'un organe allongé qui se forme à l'apex du prothalle (fig. 67).

Les plantules présentent des aspects variables. Après la formation d'une première feuille, ou en même temps que celle-ci, apparaît une racine qui peut prolonger le pétiole ou avoir une position latérale. Très souvent les racines renferment des chloroplastes dans les cellules du parenchyme cortical. Les feuilles suivantes apparaissent avec une structure et une taille semblables à celles de la première.

La submersion des plantules entraîne des modifications dans le développement ultérieur : la production de nouvelles racines est supprimée ; le point végétatif continue à produire des feuilles en même temps que des prothalles aposporiques (Fig. 68). Lorsqu'il y a début de nécrose tous les organes sporophytiques produisent des prothalles.

CERATOPTERIS THALICTROIDES (L.) BRONGN.

Nous avons cultivé cette espèce en conditions expérimentales non seulement pour compléter les observations de LEITGEB, mais surtout pour pouvoir comparer le développement des espèces précédentes à celui d'une Fougère adaptée au milieu aquatique.

Aussi avons-nous suivi le développement de *Ceratopteris thalictroides* dans des conditions identiques, à partir de la spore jusqu'à la formation de plantules à plusieurs feuilles et plusieurs racines.

Dans cette espèce, les spores germant au sein du liquide nutritif se développent aussi vite que les spores flottantes et produisent directement, comme celles-ci, des prothalles lamelleux, d'aspect cordiforme mais avec des bords irréguliers. L'aspect de filament simple ou dichotomisé n'apparaît que très rarement.

La position des prothalles est déterminée par la lumière : dès qu'ils sont devenus lamelliformes les jeunes gamétophytes se dressent perpendiculairement aux rayons lumineux.

Les prothalles développés dès le début au sein du liquide nutritif sont capables de produire non seulement des anthéridies mais encore des archégones qui peuvent être fécondés et donner des embryons, alors que dans les espèces précédentes les prothalles développés dans ces conditions ne produisent pas d'archégones, même lorsqu'ils ont acquis l'aspect de rubans.

Sur les prothalles submergés, comme sur ceux qui flottent à la surface du liquide, peuvent se trouver, à la fois, des anthéridies et des archégones (1).

Les anthéridies sont disposées irrégulièrement sur les deux faces du prothalle ou sur les bords de celui-ci. Les archégones qui peuvent se produire également sur les deux faces ont aussi une disposition irrégulière.

La polyembryonie est relativement fréquente et on trouve même assez souvent des prothalles portant un embryon sur chacune des deux faces.

Le développement de l'embryon s'effectue comme dans les cultures sur terre de bruyère. Il en est ainsi non seulement pour les jeunes sporophytes portés par des prothalles flottants, ce qui confirme les observations de LEITGEB, mais aussi pour les embryons qui naissent sur les prothalles submergés et dont nous avons examiné le développement. Dans les deux cas nous devons faire une réserve en ce qui concerne la succession des parois médiane et transverse, n'ayant pas observé de stades convenables. Toutefois, il n'y a pas de raison de douter des observations de LEITGEB, car même dans les espèces non adaptées au milieu aquatique, telles que *Gymnogramme sulphurea*, les divisions du zygote ne subissent aucune modification, comme nous l'avons montré plus haut.

La morphologie de la plantule offre un objet de comparaison plus intéressant. Il est à remarquer d'abord que dans *Ceratopteris* les plantules flottantes sont presque aussi vigoureuses que celles développées sur terre de bruyère, alors que dans les espèces précé-

(1) Il n'est pas sans intérêt de remarquer que dans les Traités de Botanique on considère les prothalles de *Ceratopteris thalictroides* comme dioïques.

dentes ces plantules sont d'une taille réduite et d'une structure simplifiée. Une telle réduction est constatée, dans *Ceratopteris*, seulement chez les plantules submergées.

Dans tous les cas le sporophyte de *Ceratopteris thalictroïdes* s'édifie par la formation de phyllorhizes normalement constituées.

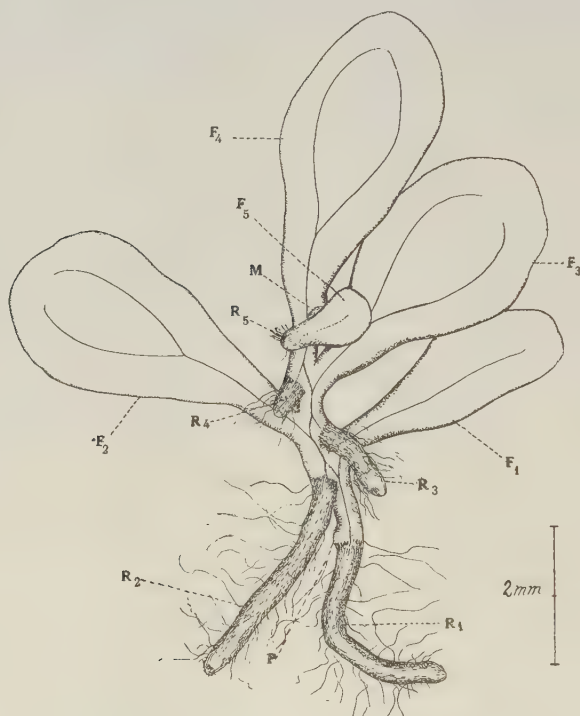


Fig. 69. — *Ceratopteris thalictroïdes* (L.) Brongn. Plantule à cinq phyllorhizes développée en milieu de Knop.

(fig. 69). Assez souvent les racines sont vertes, les cellules corticales pouvant renfermer des chloroplastes.

Il est intéressant d'observer, d'autre part, que la submersion complète des plantules de *Ceratopteris* ne provoque pas le phénomène d'aposporie quoique ce phénomène ait été obtenu, par GOEBEL, sur les feuilles primaires sectionnées et cultivées isolément (1).

Même dans les vieilles cultures infectées où les plantules sub-

„(1) Voir l'historique du chapitre suivant.

mergées sont partiellement nécrosées, il n'y a jamais formation de prothalles aposporiques.

III. RÉSUMÉ

Nous avons obtenu le développement de plusieurs espèces de Fougères leptosporangiées en cultures pures sur milieu minéral liquide, à partir de la spore jusqu'à un stade plus ou moins avancé du sporophyte.

Dans toutes les espèces étudiées les prothalles flottant à la surface du liquide, ou développés sur coton imbibé de solution nutritive, acquièrent généralement l'aspect cordiforme normal, alors que les prothalles submergés se présentent le plus souvent comme de longs filaments, simples ou ramifiés, formant des touffes semblables à celles de certaines algues, à l'exception de ceux de *Ceratopteris thalictroides* qui même submergés peuvent devenir lamelleux cordiformes.

Dans tous les cas les lames prothalliennes se dressent perpendiculairement à la direction de la lumière, ce qui détermine la dorsiventralité du prothalle, la face ventrale se trouvant toujours du côté le moins éclairé.

Tous les prothalles produisent des anthéridies après deux ou trois mois de végétation ; seuls les prothalles lamelleux, ayant une certaine vigueur, produisent des archégones. Les organes reproducteurs se forment sur les deux faces lorsque celles-ci sont à peu près également éclairées.

Les premières segmentations du zygote ont la même orientation et se succèdent de la même manière que dans les conditions normales, aussi bien dans le cas des prothalles flottants que dans celui des prothalles submergés, même lorsque ceux-ci ont une position inversée.

Le développement des octants se poursuit normalement lorsque les prothalles sont flottants, mais lorsque ceux-ci sont submergés, le développement de l'embryon est beaucoup plus lent que d'ordinaire, et les cloisonnements peuvent présenter des orientations différentes dans les octants de la racine, dont l'initiale se différencie tardivement et peut même ne pas apparaître.

Les premiers organes de l'embryon ont toujours la même orientation par rapport à l'archégone et au prothalle, même lorsque celui-ci est maintenu en position inversée par rapport à la pesanteur.

Le jeune sporophyte peut subir des modifications d'un plus grand intérêt morphologique après la sortie de l'enveloppe archégoniale, lorsqu'il vient en contact direct avec le milieu extérieur.

Il y a, dans toutes les espèces, développement normal des plantules produites par les prothalles cultivés sur coton.

Une taille plus réduite, une structure plus simple et parfois la réduction du nombre de racines, sont constatées chez les plantules portées par des prothalles flottants, dans toutes les espèces étudiées sauf *Ceratopteris thalictroides*, où le développement est presque normal.

Les plantules entièrement submergées subissent des modifications de plus en plus importantes chez les espèces suivantes :

Chez *Ceratopteris thalictroides* il y a développement plus lent qu'à la surface du liquide, réduction dans la taille et simplification dans la structure des feuilles.

Chez *Dryopteris parasitica* ces modifications sont plus marquées et il y a de plus, suppression de racines et arrêt du développement du sporophyte après production de deux ou trois feuilles ; celles-ci peuvent développer des poils absorbants.

Chez *Gymnogramme sulphurea* les modifications précédentes sont encore plus accusées et il y a en outre production de prothalles aposporiques par les feuilles et le point végétatif de la tige.

Nous obtenons ainsi pour la première fois chez les Fougères le développement de prothalles aposporiques sur de jeunes sporophytes provenant de zygote et ayant conservé leur vitalité. De telles plantules sont capables de se réadapter aux conditions naturelles de végétation et de reprendre leur évolution normale.

Les caractères particuliers du développement de *Pellae viridis*, espèce normalement apogame, sont conservés dans les cultures en milieu minéral liquide.

Si on submerge le sporophyte toujours apogame de cette espèce il produit à la fois des feuilles et des prothalles aposporiques.

CHAPITRE II

LES PHÉNOMÈNES DE RÉGÉNÉRATION PROVOQUÉS AU COURS DE L'ONTOGÉNÈSE

I. HISTORIQUE

Les recherches de GOEBEL (1907 et 1908) ont montré que les premières feuilles des plantules de différentes Fougères, détachées et cultivées sur un substratum humide peuvent produire ou bien des sporophytes, ou bien des prothalles, ou bien des formations ayant un mélange de caractères sporophytiques et gamétophytiques.

Ainsi chez *Polypodium aureum* et chez *Davallia stenocarpa* la première feuille sectionnée produit des bourgeons sporophytiques. Sur la face externe de la feuille, rarement sur sa face interne, les cellules épidermiques passées déjà à l'état définitif se recloisonnent et produisent des proéminences cellulaires. Celles-ci forment d'abord une feuille, à la base de laquelle apparaît ensuite le bourgeon de la tige.

Dans les mêmes conditions, chez *Pteris longifolia* les cellules épidermiques de la face supérieure donnent des prothalles qui peuvent produire des organes reproducteurs. La formation de prothalles typiques est observée également chez *Osmunda regalis*. Les premières feuilles de *Ceratopteris thalictroïdes* produisent des formations prothalloïdes qui portent des rhizoïdes, des anthéridies et des stomates. Chez *Gymnogramme chrysophylla* il y a des bourgeonnements prothalloïdes portant rhizoïdes et stomates et dans lesquels peut se différencier un faisceau conducteur.

Les feuilles de *Alsophila van Gertii* produisent des bourgeons adventifs, des prothalles typiques et des formations intermédiaires.

GOEBEL émet l'opinion que la nature des régénérats dépend des conditions nutritives, et propose de nouvelles recherches dans cette voie.

Des résultats analogues ont été obtenus par WORONIN-WESSELOWSKA (1907-1908) en expérimentant de la même manière avec des plantules apogames ou normales. Les feuilles des plantules apogames de *Trichomanes Kraussii* produisent des prothalles par aposporie ; en outre, des anthéridies peuvent se produire directement à partir des cellules marginales de la feuille apoprothallie).

Chez *Pellaea nivea*, la première et la deuxième feuille des sporophytes nés par apogamie produisent, après sectionnement, à partir des cellules superficielles des formations prothalloïdes. Dans les plantules également apogames de *Pellaea flavens*, c'est seulement la première feuille qui peut présenter cette réaction ; la deuxième continue son développement et devient d'un contour irrégulier. Chez *Notochlaena Marantae* et *Gymnogramme farinifera* dont les plantules naissent normalement, les résultats sont différents bien que les conditions soient les mêmes. Dans la première de ces espèces, sur le limbe comme sur le pétiole d'une feuille détachée se produisent des feuilles et des racines ; tandis que sur les feuilles de *G. farinifera* se forment des prothalles portant anthéridies et rhizoïdes.

HEILBRONN (1910) décrit la formation de rhizoïdes et de bourgeons sporophytiques sur les feuilles détachées de *Cystopteris fragilis*.

BROWN (1918) obtient la régénération à partir du pétiole d'une feuille de *Phægopteris polypodioides*.

En 1919, KÖHLER observe que chez *Platyserium alcicorne* et *Notochlaena sinuata* les régénérats de nature sporophytique prédominent lorsque les feuilles sont cultivées sur un substratum pauvre en sels minéraux et très éclairé, alors que sur milieu riche en sels minéraux et sous une faible lumière il y a surtout des formations prothalloïdes. Dans plusieurs autres espèces les résultats n'étaient pas concluants.

En 1926, REINHOLD étudie la régénération chez les plantules de *Adiantum capillus-veneris*, et observe qu'en isolant non seulement les feuilles primaires, mais aussi les feuilles suivantes et des fragments de feuilles, de tige ou de racine, il se produit toujours des bourgeons sporophytiques. Les conditions différentes dans lesquelles

sont cultivés les objets de ces recherches n'ont aucune action sur la nature des formations nouvelles.

LAWTON Elva (1932) fait des expériences analogues à celles de GOEBEL et de WORONIN, avec des plantules normales ou apogames, appartenant à un plus grand nombre d'espèces. Cet auteur confirme d'une part les résultats de ses prédécesseurs et d'autre part, en cultivant les prothalles aposporiques, obtient des sporophytes polyploïdes.

LAWTON observe également que les racines chlorophylliennes de *Woodsia* lorsqu'elles sont sectionnées, produisent des filaments prothalliens.

En 1932, BEYERLE étudie la faculté de régénération dans plusieurs espèces de Fougères où il sectionne la première et quelquefois la deuxième feuille, comme l'ont fait les auteurs précédents, mais cultive ces feuilles dans des conditions variables, afin d'observer l'action des facteurs extérieurs sur la régénération. Cet auteur arrive aux conclusions suivantes : c'est seulement lorsqu'elles sont sectionnées que les premières feuilles de la plantule, dans certaines espèces de Fougères, sont capables de produire des formations nouvelles, telles que bourgeons sporophytiques, prothalles aposporiques, formations intermédiaires. Celles-ci ont toujours pour origine les cellules épidermiques et apparaissent en des points variables. A part les bourgeons sporophytiques les autres formations sont très labiles ; elles peuvent passer des unes aux autres et ont toujours tendance à former des bourgeons après un temps plus ou moins long. Une feuille engendre des régénérats d'autant plus primitifs qu'elle a une structure plus simple (les feuilles petites ou plus ou moins ratatinées ont toujours une tendance à donner des prothalles et des formations intermédiaires). Le changement des conditions extérieures (luminosité, substratum, lumière colorée) ne semble pas pouvoir modifier le caractère de la régénération. A la suite d'une blessure, les nouvelles formations apparaissent autour de celle-ci dans certaines espèces, alors que dans d'autres les lésions restent sans aucune action sur la régénération. Dans certains cas, des feuilles pourries en partie peuvent produire des prothalles.

II. RECHERCHES PERSONNELLES

De l'historique qui précède, il ressort que les expériences de régénération des auteurs se limitaient au sectionnement des feuilles primaires. Sans nier le grand intérêt des résultats obtenus dans ces conditions, surtout le phénomène d'aposporie, il nous a paru intéressant de varier les conditions d'expérience afin de préciser les facteurs déterminants de l'aposporie, les corrélations entre les organes et la possibilité d'obtenir une véritable régénération.

GYMNOGRAMME SULPHUREA DESV.

Les expériences de régénération que nous avons effectuées ont été plus complètes chez *Gymnogramme sulphurea*. Elles comportent l'étude du développement de formations nouvelles à partir de :

1^o Feuilles primaires (la première et la deuxième) sectionnées au-dessus du massif initial et cultivées ensuite dans des conditions différentes ;

2^o Feuilles primaires portant le massif initial à la base ;

3^o Phyllorhizes isolées, avec ou sans le massif initial, détachées du prothalle ;

4^o Fragments de plantules ou d'embryons restés attachés au prothalle.

Dans cette espèce nous étudions en outre le développement ultérieur des prothalles aposporiques obtenus et la formation de nouveaux sporophytes sur ces prothalles.

1^o Feuilles primaires cultivées isolément, dépourvues du massif initial.

Les recherches des auteurs ayant établi que la réaction des feuilles primaires sectionnées est variable suivant l'espèce, aussi bien pour les plantules d'origine apogame que pour celles qui proviennent d'un zygote, il était nécessaire de connaître d'abord cette réaction pour l'espèce qui devait nous servir pour des expériences plus variées.

Aussi avons-nous sectionné et cultivé séparément la première

feuille de sporophytes dont l'origine à partir de l'œuf a été rigoureusement contrôlée.

Le matériel utilisé dans ces expériences provenait des cultures faites sur milieu Knop ou sur terre de bruyère. Après le sectionnement les feuilles étaient remises soit dans de larges tubes à essais contenant une solution Knop dans laquelle ces organes étaient partiellement ou totalement submergés, soit sur de la terre, dans une atmosphère très humide.

Le stade auquel on opère le sectionnement ne semble pas avoir d'influence sur la réaction de l'organe isolé : pour les feuilles complètement développées au moment du sectionnement, comme pour celles n'ayant pas encore atteint leur taille définitive, les résultats sont sensiblement identiques.

Par contre, les conditions dans lesquelles se trouvent ultérieurement les feuilles détachées semblent avoir une influence appréciable sur leur développement.

En milieu liquide.—Lorsque la feuille sectionnée est entièrement submergée dans la solution Knop le résultat est comparable à celui obtenu par l'immersion de la plantule toute entière : au bord du limbe, et notamment au bout de chaque lobe, il se forme de nombreux prothalles filamenteux ou lamelleux avec une seule assise de cellules et un contour très irrégulier. Les prothalles ainsi formés présentent parfois des rhizoïdes mais ne produisent ni anthéridies ni archégonies tant qu'ils sont maintenus submergés. En les mettant sur terre humide, ou sur coton imbibé d'une solution nutritive, ces prothalles acquièrent un aspect à peu près normal et produisent des organes reproducteurs fonctionnels. La nature prothallienne ne fait donc aucun doute (1).

La réaction d'une feuille sectionnée est différente lorsque seule la base du pétiole trempe dans le liquide. Dans la plupart des cas, avant qu'il y ait formation de prothalles aposporiques on constate un accroissement exagéré des lobes foliaires. On ne saurait regarder les parties nouvelles résultant de cet accroissement des lobes comme des formations prothalloïdes ainsi que le fait GOEBEL pour *Alsophila van Gaertii*. Ces prolongements de lobes foliaires conservent, en

(1) Le développement ultérieur des prothalles aposporiques est étudié plus loin.

effet, tous les caractères sporophytiques : stomates, cellules épidermiques à parois sinueuses, tissu vasculaire, et ne présentent au contraire aucun caractère prothallien. Deux mois après le sectionnement, chacun de ces lobes peut atteindre à peu près le double de sa taille ordinaire et subir une bifurcation qui normalement n'aurait pas lieu. La figure 70 en est un exemple.

Plus tard, l'accroissement terminal des lobes s'arrête et on voit

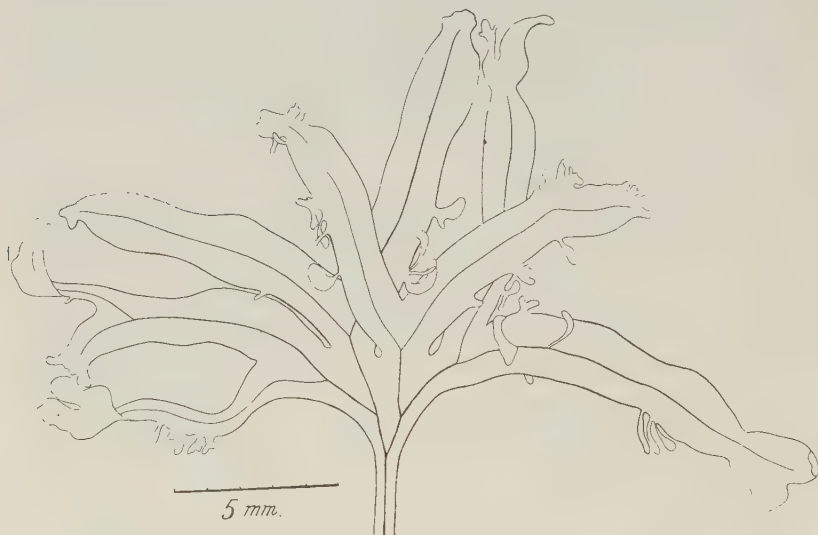


Fig. 70. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Première feuille cultivée isolément, en milieu de Knop, pendant trois mois, montrant un accroissement anormal des lobes et la formation de prothalles aposporiques irrégulièrement disposés.

apparaître, au bout de chaque lobe, des formations prothalloïdes. Le passage s'effectue, dans ce cas, graduellement. Peu après on constate un début de nécrose dans les parties anciennes de la feuille et en même temps on voit se produire de nombreux prothalles, à partir de cellules épidermiques, sur les bords comme sur les deux faces du limbe (fig. 70).

Dans d'autres cas, certains lobes subissent un accroissement alors que les autres conservent à peu près la taille qu'ils ont eu au moment du sectionnement de la feuille. Par la suite, les lobes foliaires restés courts peuvent aussi produire des prothalles

aposporiques de la même manière que les autres, c'est-à-dire à l'apex par un passage graduel de la structure de la feuille à celle d'un prothalle et à partir de n'importe quelle cellule épidermique, lorsque des nécroses apparaissent.

Enfin, il faut indiquer aussi les cas où par suite d'infections produites après le sectionnement de la feuille, certains lobes sont en grande partie nécrosés et produisent des prothalles aposporiques filamenteux, alors que les lobes restés entièrement vivants continuent à s'accroître.

Sur terre de bruyère. — Les feuilles primaires cultivées isolé-

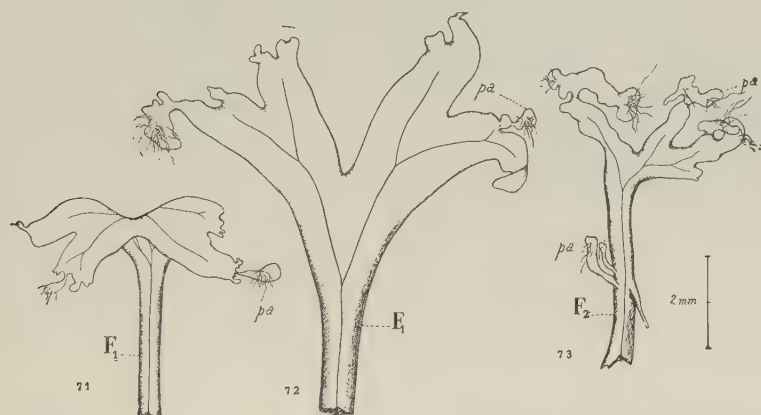


Fig. 71 à 73. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Formation de prothalles aposporiques sur des feuilles primaires (F_1 , F_2), sectionnées à différents stades et cultivées ensuite, sur terre de bruyère, pendant trois mois environ.

ment sur terre de bruyère nous ont donné des résultats un peu différents.

On observe d'abord que dans aucun cas l'accroissement des lobes n'a lieu d'une manière appréciable, aussi bien chez les feuilles complètement développées au moment du sectionnement que pour celles isolées à un stade très jeune.

Au bout de quelques semaines, dans toutes les feuilles ainsi cultivées, on constate que les cellules sont bourrées de grains d'amidon. Des nécroses plus ou moins étendues se produisent souvent autour des faisceaux conducteurs.

Après trois mois environ, les feuilles sectionnées à un stade jeune

produisent des prothalles aposporiques à l'apex de chaque lobe (fig. 71 à 73). Ces prothalles sont plus chargés d'amidon et ont un plus grand nombre de rhizoïdes que les formations analogues des feuilles cultivées en milieu Knop.

Généralement les feuilles qui avaient déjà atteint leur taille définitive avant le sectionnement se montrent moins résistantes aux infections. Dans la plupart des cas elles pourrissent sans subir

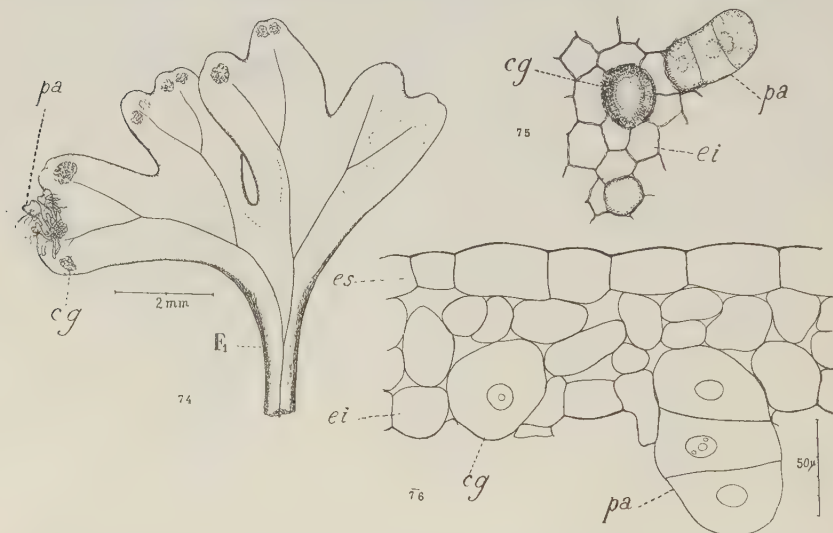


Fig. 74 à 76. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Un cas particulier d'aposporie. Fig. 74, feuille primaire (F_1) qui après trois mois de culture sur terre de bruyère produit des prothalles aposporiques (*pa*), dont les cellules originelles (*cg*) sont groupées sur la face inférieure à la manière des sporanges. Fig. 75, portion de l'épiderme inférieur (*ei*), vue de face et montrant l'individualisation des prothalles aposporiques. Fig. 76, coupe transversale dans la même région.

aucun accroissement et sans avoir produit aucune formation nouvelle. Toutefois, dans certains cas, des prothalles aposporiques peuvent apparaître sur ces feuilles partiellement nécrosées.

Dans un de ces cas nous avons observé que les prothalles aposporiques naissent d'une manière qui, à notre connaissance, n'a pas été signalée jusqu'à présent. En effet, chez une première feuille ayant végété isolément sur terre de bruyère, pendant trois mois environ, les cellules épidermiques produisant les prothalles apospo-

riques sont groupées sur la face inférieure de chaque lobe, près de l'extrémité de sa nervure (fig. 74). Cette disposition rappelle celle des sores chez les feuilles adultes.

L'examen de ces formations, vues de face ou en coupe transversale, montre que certaines cellules épidermiques acquièrent une taille plus grande que celle des cellules voisines et font saillie à la surface de l'épiderme (fig. 75 et 76). Ensuite les cellules géantes qui sont bourrées d'amidon se divisent activement et produisent des bourgeons gamétophytiques. Les cellules épidermiques avoisinantes étant écrasées par ces protubérances, les prothalles qui en résultent se détachent facilement du tissu d'origine.

En résumé, malgré le grand nombre de feuilles sectionnées et les conditions d'expérimentation variées, chez *Gymnogramme sulphurea* nous n'avons obtenu, dans aucun cas, la formation de bourgeons sporophytiques capables de reproduire la plante feuillée. Une dédifférenciation des cellules de la feuille primaire de cette espèce, pour acquérir la totipotentialité embryonnaire, semble donc impossible dans les conditions envisagées.

Dans certains cas nous obtenons l'accroissement exagéré des lobes foliaires.

Dans la plupart des cas il y a formation de prothalles aposporiques qui naissent suivant les modes déjà décrits dans d'autres espèces.

Nous observons, en outre, une nouvelle modalité dans l'apparition des prothalles aposporiques : les cellules épidermiques produisant ces prothalles sont groupées comme des cellules originelles de sporanges sur la face inférieure de chaque lobe à l'extrémité de la nervure.

2° Feuilles primaires cultivées isolément et pourvues du massif initial.

En sectionnant la première feuille de manière à conserver le massif initial à sa base, à un stade encore jeune où la deuxième feuille n'est pas formée et en la remettant dans les mêmes conditions que les témoins, sur terre de bruyère, dans une atmosphère très humide, il en résulte dans tous les cas une plantule à peu près normale. Il n'y a pas régénération des parties enlevées, mais le point

végétatif resté à la base de cette première feuille, continue le développement du sporophyte mutilé.

En effet, après quelques jours d'arrêt, le développement du sporophyte reprend et on voit apparaître la deuxième feuille et la

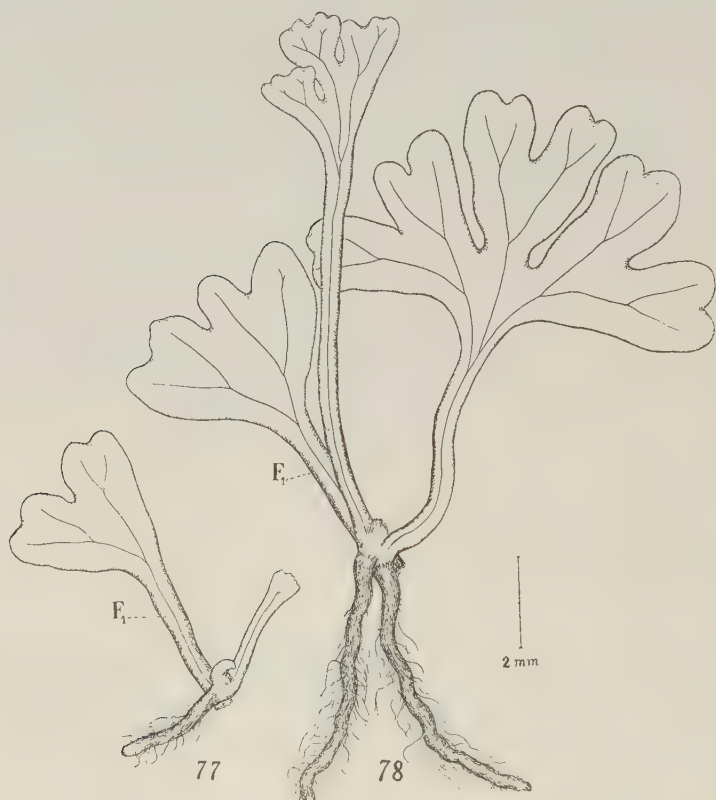


Fig. 77 et 78. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Plantules provenant des feuilles primaires isolées avec le massif initial à la base du pétiole.

racine correspondante (fig. 77). Quelquefois on peut constater que cette feuille présente une taille plus réduite que celle de la deuxième feuille d'une plantule normale. Il y a lieu de remarquer aussi que la première feuille dont le développement n'est pas complet au moment de la séparation, conserve à peu près sa taille primitive. Le développement ultérieur se poursuit normalement (fig. 78).

On obtient des résultats identiques lorsqu'on cultive isolément la deuxième feuille portant le massif initial à la base.

3° Phyllorhizes cultivées isolément.

Nous venons de voir que le point végétatif du sporophyte continue à produire des feuilles et des racines nouvelles lorsqu'il est laissé à la base d'une feuille isolée du reste de la plante.

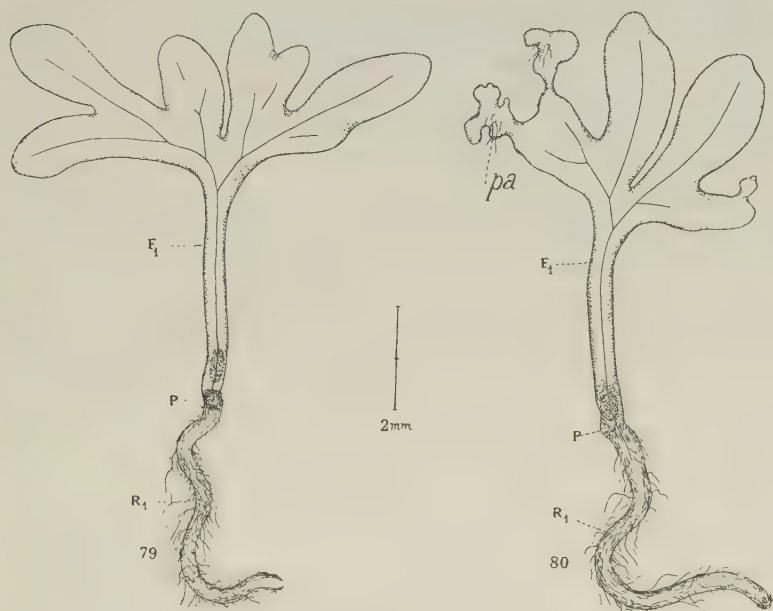


Fig. 79 et 80. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Premières phyllorhizes, dépourvues de massif initial, ayant végété isolément pendant plus de deux mois sans produire de bourgeons sporophytiques.

Etant donné ce fait, il est à peine nécessaire d'indiquer que le développement se poursuit normalement lorsque la feuille isolée avec le massif initial à sa base, est pourvue de la racine qui lui correspond. Autrement dit, une phyllorhize complète, isolée du reste de la plante continue son développement normal en produisant de nouvelles phyllorhizes.

Il était plus intéressant de voir de quelle manière s'effectue la régénération lorsqu'on cultive séparément une phyllorhize

dépourvue de massif initial, car nous avons vu plus haut que les feuilles primaires dépourvues de massif initial ne produisent pas, dans cette espèce, de bourgeons sporophytiques.

Nous avons donc tenté d'obtenir ce développement en séparant la première et la deuxième phyllorhizes à différents stades. Les plantules soumises à l'expérience proviennent des cultures sur terre de bruyère.

Dans la plupart des cas la séparation des deux premières phyllorhizes est opérée à un stade où la deuxième est déjà bien développée. A ce stade le massif initial se trouve à la base de la deuxième phylle. On enlève ce massif et on sépare les deux phyllorhizes qu'on remet ensuite dans les mêmes conditions qu'auparavant. Elles continuent à végéter pendant plus de deux mois, en accumulant de l'amidon aussi bien dans la feuille que dans la caule et dans la racine. Un faible accroissement des feuilles peut être constaté, mais il n'y a aucune formation nouvelle. Ultérieurement, à la suite d'infections de la région lésée par la séparation, il y a destruction de la partie caulaire, de sorte que la racine se trouve détachée de la feuille. Celle-ci continue à végéter et produit, au bout de ses lobes, des prothalles aposporiques comme dans le cas des feuilles primaires cultivées isolément. Dans ces conditions, nous n'avons jamais obtenu la régénération de bourgeons sporophytiques.

Lorsqu'on cultive des phyllorhizes séparées à des stades plus jeunes où elles n'ont pas encore atteint leur taille définitive les résultats sont sensiblement identiques. Les jeunes phyllorhizes dépourvues de massif initial se montrent plus résistantes et leur feuille présente un accroissement plus important que dans le cas des phyllorhizes âgées, mais, encore dans celles-ci, il n'y a pas régénération d'organes sporophytiques.

La figure 79 représente une des phyllorhizes isolées à un stade jeune ayant végété séparément pendant plus de deux mois, sans produire de formations nouvelles. L'avortement de certains lobes semble dû à une réduction de la quantité des substances nutritives par suite de la séparation du prothalle.

Ultérieurement, par suite d'infections qui détruisent la partie caulaire, la racine et la feuille se trouvent séparées. Cette dernière produit ensuite des prothalles aposporiques, comme dans les cas précédents (fig. 80).

Donc la première et la deuxième phyllorhizes cultivées isolément, continuent un développement normal lorsqu'elles portent le massif initial à la base de leur phylle, mais ne régénèrent pas ce massif lorsqu'elles en sont dépourvues. Ainsi la réaction des phyllorhizes séparées, respectivement avec ou sans massif initial, est à peu près identique à celle des feuilles primaires isolées.

4^o Régénérations à partir de fragments sporophytiques restés attachés au prothalle.

Les plantules et les embryons utilisés pour ces expériences provenaient de cultures sur terre de bruyère. Après sectionnement, effectué toujours sous le microscope binoculaire, les prothalles portant des plantules ou des embryons mutilés sont remis sur le même milieu. La traumatISATION des parties restées en place et l'infection des cultures ont été évitées dans la limite du possible.

Les résultats obtenus sont différents suivant qu'on laisse en place ou qu'on enlève le massif initial (point végétatif de la tige). Dans les cas où ce massif est enlevé la réaction varie suivant le stade où l'on effectue le sectionnement.

a) *Le massif initial reste en place.*

Le sectionnement de la première racine, opéré dans les plantules à une seule feuille et une seule racine ne semble pas apporter un trouble appréciable au développement ultérieur. L'organe enlevé ne se régénère pas, mais, en revanche, la deuxième racine apparaît toujours plus tôt et plus fortement développée que dans le cas normal. Cette deuxième racine peut produire, près de sa base, une ou deux radicules qui ne se forment pas d'ordinaire. Ajoutons enfin, que sur plus de cinquante plantules ainsi mutilées nous avons trouvé un seul cas où il y avait formation d'une racine adventive à la base de la première feuille.

Lorsqu'on sectionne la première feuille, en respectant le point végétatif de la tige qui n'a pas encore produit une deuxième feuille ou racine, le développement de la plantule continue sans qu'il y ait régénération de l'organe enlevé. Quelques troubles, d'ailleurs sans grande importance morphologique ont été constatés. Les nouvelles feuilles subissent une réduction dans leur taille et une

simplification dans leur structure. Ainsi la deuxième feuille revêt un aspect identique à celui de la première feuille normale et les feuilles suivantes présentent une régression analogue.

D'autre part, dans tous les cas où l'on sectionne la première feuille au stade envisagé, on provoque la suppression de la racine

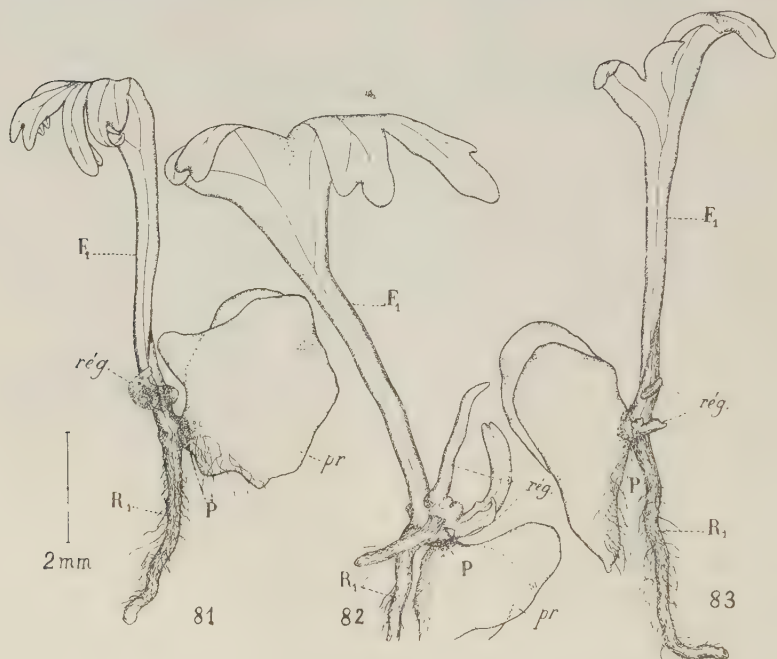


Fig. 81 à 83. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Figures montrant les différentes manières de régénération des bourgeons sporophytiques chez les premières phyllorhizes dépourvues de massif initial, mais restées attachées au prothalle.

correspondant à la deuxième feuille, car celle-ci fait corps avec la première racine restée en place. Il s'établit ainsi une compensation.

En sectionnant à la fois la première feuille et la première racine sans blesser le point végétatif de la tige, le développement du sporophyte continue comme dans le cas précédent, mais il y a formation à peu près simultanée d'une deuxième feuille à taille réduite et structure simplifiée et de la racine correspondante.

Les expériences décrites ci-dessus nous ont apporté, comme il

fallait s'y attendre, des résultats à peu près analogues à ceux que nous avons déjà obtenus dans les cas précédents où le point végétatif du sporophyte, porté par une feuille ou par une phyllorhize entière, isolée du prothalle, continue l'édification de la plante.

b) *Le massif initial est enlevé*

Les jeunes sporophytes (plantules ou embryons) ou des fragments de ceux-ci dépourvus de toute trace de massif initial de tige apportent des meilleurs résultats lorsqu'ils restent attachés au prothalle.

L'enlèvement de ce point végétatif chez une très jeune plantule constituée d'une seule feuille et d'une seule racine encore incomplètement développées provoque la régénération d'un point végétatif de remplacement à l'endroit même du sectionnement (fig. 81). Le sporophyte continue par la suite son développement normal.

La même opération, effectuée à un stade plus avancé provoque une réaction différente. Il n'y a pas, dans ce cas, régénération d'un seul méristème, en remplacement du massif enlevé, mais formation de plusieurs ébauches dans la région du pied (fig. 82). Ce sont les cellules de cet organe, moins différenciées que les autres, qui réagissent.

Chacune des ébauches méristématiques peut engendrer dans ce cas, plusieurs bourgeons sporophytiques qui semblent représenter des plantes nouvelles, indépendantes de la première.

Dans un cas, représenté dans la fig. 83, nous avons observé la formation d'une ébauche méristématique au niveau du pied en même temps que la régénération d'un massif initial à la place du point végétatif enlevé.

c) *Seuls la racine et le pied restent en place.*

Dans un grand nombre de plantules et d'embryons à différents stades, nous avons enlevé non seulement le point végétatif de la tige, mais sensiblement toute la partie provenant de la moitié embryonnaire antérieure (épibasale); la première racine et le pied restent seuls attachés au prothalle.

La manière dont réagissent les organes restés en place varie suivant le stade où l'on effectue le sectionnement.

Chez les plantules à plusieurs feuilles et racines, où par consé-

quent la première racine et le pied ont atteint le maximum de différenciation, il y a régénération de plusieurs sporophytes nouveaux dans la région du pied, comme on voit dans la figure 84. Dans ces cas, les coupes effectuées quelques jours après la mutilation montrent une multiplication active des cellules du pied (fig. 85). Aux dépens des méristèmes qui en résultent s'individualisent plu-

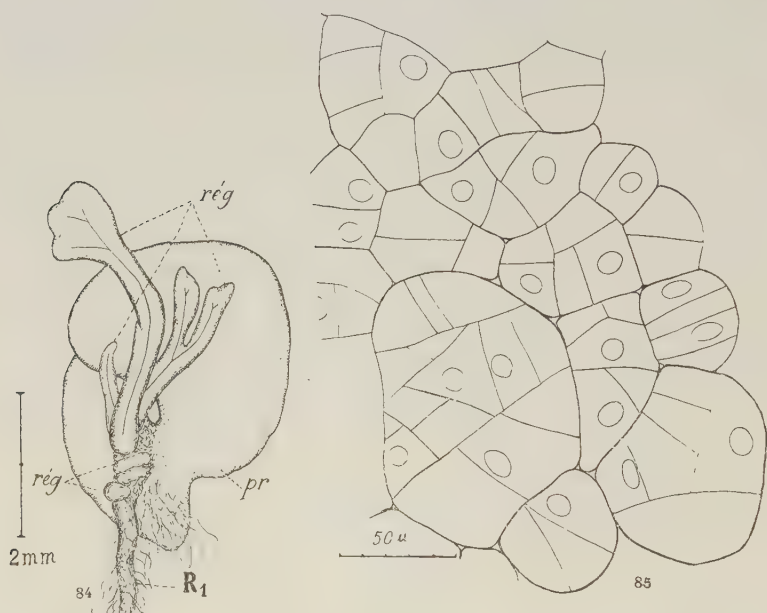


Fig. 84 et 85. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Formations de sporophytes nouveaux à partir du pied et de la première racine, restés seuls attachés au prothalle. Fig. 84, aspect de l'ensemble ; fig. 85, coupe dans la région du pied montrant les recloissements des cellules de cet organe.

sieurs embryons normalement constitués. Entre ces embryons, qui sont indépendants les uns des autres, il semble se livrer une lutte pour l'absorption des substances nutritives fournies par le prothalle, comme dans les cas de polyembryonie. Malgré des avortements, il se forme toujours plusieurs plantules indépendantes qui se détachent facilement du tissu d'origine.

Le même sectionnement opéré chez des plantules à une seule feuille et une seule racine bien développées amène plus rapidement une dédifférenciation et un retour à la totipotentialité embryonnaire

non seulement dans les cellules du pied, mais aussi dans celles du cylindre central de la racine, comme le montrent les figures 86 et 87. Il y a ensuite individualisation de plusieurs sporophytes.



Fig. 86 et 87. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Schéma (fig. 86) et détail (fig. 87) d'une coupe longitudinale médiane dans le pied et la racine d'une jeune plantule, quelques jours après le sectionnement de la partie antérieure, montrant la formation de méristèmes nouveaux dans le cylindre central. — P, pied ; R₁, première racine ; M, méristème ; tr, trachéides ; end, endoderme écrasé.

Dans tous ces cas la racine primaire restée en place n'est plus un organe fonctionnel et très souvent elle pourrit dans sa partie terminale avant même que de nouveaux sporophytes soient formés au voisinage du pied.

Chez les *embryons* le caractère de la régénération est différent. Lorsqu'on enlève la moitié antérieure d'un sporophyte à peine sorti de l'archégone, par conséquent à un stade qui précède immédiate-

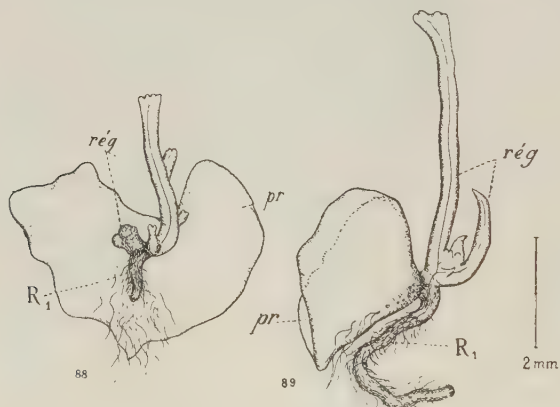


Fig. 88 et 89. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Figures montrant la manière dont se fait la régénération lorsqu'on enlève la moitié antérieure du sporophyte au stade qui précède immédiatement la première vascularisation.

ment la première vascularisation, la racine restée en place continue à végéter en conservant son aspect normal. A la surface de sectionnement de cet organe et du pied il se forme un massif méristématique qui engendre d'abord plusieurs ébauches mal définies morphologiquement (fig. 88 et 89). Certaines de celles-ci avortent à des stades différents alors que d'autres, généralement deux ou trois, donnent chacune une feuille. Entre ces organes et la racine se différencient des cordons vasculaires. Dans certains cas une seule feuille devient prédominante et un seul massif initial se trouvant à la base de cette feuille, continue le développement du sporophyte mutilé. Par contre, dans d'autres cas, il peut s'établir plusieurs points végétatifs donnant chacun un sporophyte nouveau.

Nous avons obtenu de meilleurs résultats avec des embryons plus jeunes, qui sont encore enfermés dans l'archégone au moment du sectionnement. De nombreux embryons arrivés au stade que

représente la figure 20 ont subi le sectionnement de la moitié antérieure. Une forte proportion des embryons sectionnés périssent par suite d'infection de la région traumatisée. Les jeunes sporophytes qui résistent à cette destruction sont capables de développement

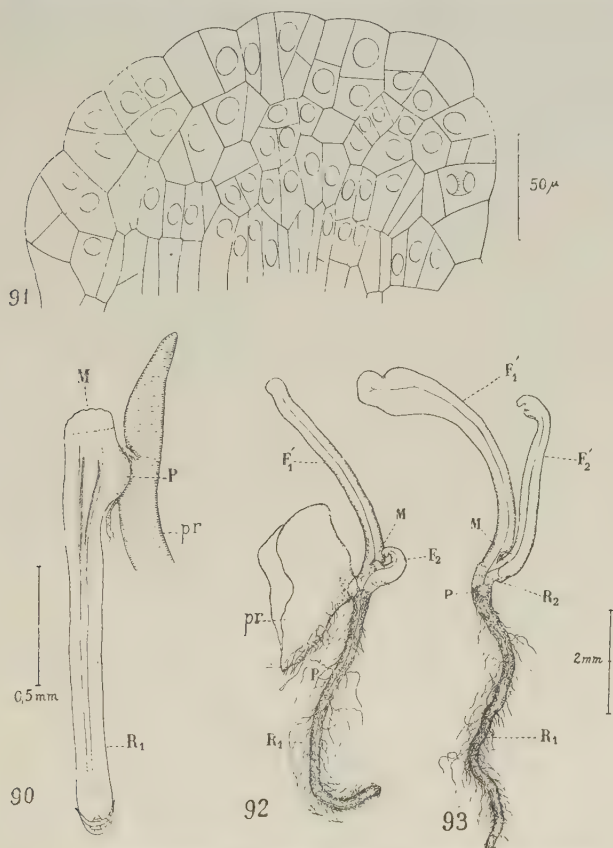


Fig. 90 à 93. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Figures montrant une véritable régénération chez les sporophytes dont on enlève la moitié antérieure à un stade embryonnaire très jeune. Fig. 90, schéma d'une coupe longitudinale médiane dans un embryon quelques jours après la mutilation ; fig. 91, le méristème formé à la surface du sectionnement ; fig. 92 et fig. 93, plantules provenant d'embryons ainsi mutilés.

ultérieur et régénèrent les organes enlevés à l'état embryonnaire. En effet, dès les premiers jours, l'ébauche de la racine et celle du pied, restées en place, continuent à s'accroître à peu près comme dans le cas normal. La racine sort à travers l'enveloppe archégoniale et

atteint bientôt une longueur appréciable (fig. 90) ; il y a même différenciation de vaisseaux, quoique en nombre réduit, avant qu'il y ait régénération d'une feuille.

Mais, pendant que la racine poursuit l'allongement, grâce à l'activité de son initiale, et que des différenciations vasculaires s'effectuent dans sa partie postérieure, les cellules de la région antérieure de cet organe et du pied conservent le caractère embryonnaire et se divisent activement (fig. 91). Il en résulte un massif cellulaire aux dépens duquel se différencient des organes nouveaux, en remplacement de ceux qui résultent normalement de la moitié embryonnaire antérieure. C'est une feuille qui se différencie d'abord. Elle occupe à peu près la position de la première feuille normale et, dans certains cas, présente une forme semblable à celle-ci ; mais dans d'autres cas, tout en ayant la position normale de la première feuille, le limbe de cet organe revêt un aspect différent (fig. 92 et 93). Dans tous les cas, le faisceau vasculaire de la première racine se continue directement dans la nouvelle feuille.

La deuxième feuille, engendrée par la massif régénéré est beaucoup plus précoce que la deuxième feuille normale, mais présente toujours l'aspect de celle-ci ; la deuxième racine se différencie, par contre, avec un certain retard (fig. 93).

Le massif méristématique resté entre la première et la deuxième feuille régénérées remplit ensuite le rôle de point végétatif sporophytique en produisant de nouvelles feuilles et de nouvelles racines comme dans le cas normal.

On voit que malgré le grand trouble provoqué par le sectionnement de toute la moitié embryonnaire antérieure, il est possible à un stade jeune, d'obtenir la régénération de ce qui a été enlevé. Des corrélations normales peuvent s'établir entre les organes régénérés et ceux qui restent en place.

Cultures de prothalles aposporiques de *Gymnogramme sulphurea*.

Les prothalles aposporiques produits par les plantules submergées et par les feuilles primaires sectionnées de *Gymnogramme sulphurea* ont été cultivés séparément, suivant leur origine, en vue d'étudier leur développement ultérieur, la formation et le fonctionnement d'organes reproducteurs, ainsi que la formation de sporophytes.

Mis dans des conditions normales de culture, sur terre de bruyère, les prothalles aposporiques d'aspects très variables deviennent cordiformes, avec des caractères morphologiques identiques à ceux des prothalles issus des spores (fig. 94 et 95).

Les organes reproducteurs, anthéridies et archégonies, apparaissent également comme dans les prothalles normaux.



Fig. 94 à 96. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Aspect des prothalles aposporiques, produits par des plantules submergées et par des feuilles primaires sectionnées, après deux mois de culture sur terre de bruyère. Ils produisent des organes reproducteurs fonctionnels, des embryons et des plantules.

L'ouverture des anthéridies et des archégonies s'opère normalement et on peut suivre facilement, au microscope, les mouvements des anthérozoïdes et leur entrée dans le col archégonial. La formation d'embryons à l'intérieur des archégonies peut être constatée à la loupe (fig. 95). Les plantules qui en résultent ont un aspect normal (fig. 96).

L'étude des coupes effectuées dans les prothalles cultivés en

conditions favorables à la fécondation montrent que les embryons formés à l'intérieur des archégones sont ; arfaitement normaux.

L'examen comparatif de deux embryons au stade tétracellulaire, en coupe longitudinale médiane, l'un provenant d'un prothalle normal (fig. 97), l'autre formé sur un prothalle d'origine aposporique (fig. 98) montre que celui-ci est parfaitement identique à celui-là, aussi bien en ce qui concerne l'orientation des cloisons (basale et médiane), qu'au point de vue de la taille des cellules et de leurs noyaux. Il en est de même pour les stades plus avancés.

Dans certains cas les prothalles aposporiques encore jeunes, ont été maintenus dans des conditions d'humidité très réduite, pendant

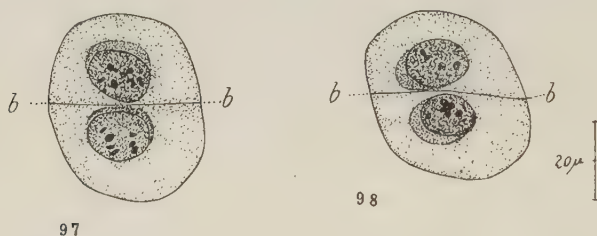


Fig. 97 et 98. — *Gymnogramme sulphurea* Desv. Embryons au stade tétracellulaire en coupe longitudinale médiane, l'un provenant d'un prothalle normal (fig. 97), l'autre formé sur un prothalle aposporique (fig. 98). A ce stade, comme dans les stades suivants, les deux sortes d'embryons se montrent morphologiquement identiques.

plusieurs mois, dans le but d'empêcher la fécondation et de provoquer ainsi soit des cas de parthénogénèse, soit le phénomène d'apogamie.

Les prothalles ainsi cultivés continuent à s'accroître et produisent des archégones et des anthéridies, mais la plupart restent stériles. Toutefois, nous avons obtenu la formation de quelques embryons à l'intérieur d'archégones où il n'y avait aucune trace d'anthérozoïdes dans le col archégonial, ce qui semble témoigner l'origine parthénogénique des jeunes sporophytes. Dans deux autres cas il y avait formation d'embryons apogames, fait que nous n'avons jamais observé dans cette espèce chez les prothalles issus des spores. Enfin dans d'autres cas, les vieux prothalles aposporiques n'ayant pas produit d'embryons présentent une différenciation vasculaire.

DRYOPTERIS PARASITICA KTZ.

Dans cette espèce nous avons expérimenté avec des plantules développées en milieu Knop.

La première feuille sectionnée à différents stades, toujours au-dessus du massif initial, et cultivée ensuite à la surface du liquide nutritif, ou submergée dans celui-ci, produit généralement plusieurs bourgeons sporophytiques.

Sur le pétiole, plus rarement sur le limbe, apparaissent d'abord

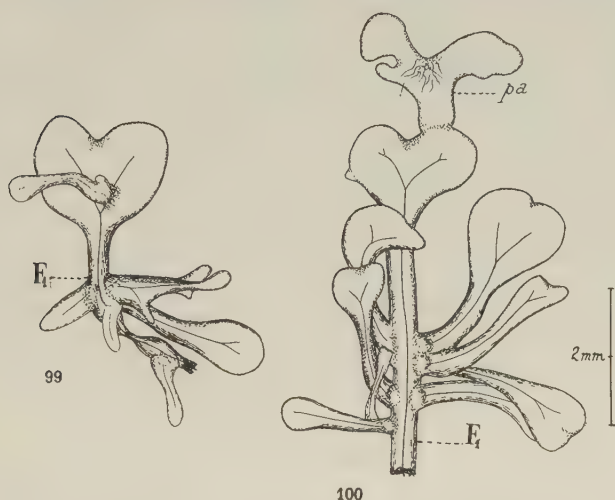


Fig. 99 et 100. — *Dryopteris parasitica* Ktz. Production de plusieurs bourgeons sporophytiques par les feuilles primaires (F_1) cultivées isolément sur milieu de KNOP, pendant deux mois environ. L'une de ces feuilles (fig. 100) produit également un prothalle aposporique (pa).

des proéminences cellulaires résultant d'une division active des cellules épidermiques. De chacune de ces proéminences naît d'abord une feuille d'aspect semblable à la première (fig. 99). Ensuite, à la base de chaque feuille, se forme le point végétatif de la tige qui donne un sporophyte normal.

Les bourgeons sporophytiques apparaissent plus-tôt et en plus grand nombre sur les feuilles sectionnées à un stade encore jeune alors qu'elles n'ont pas encore atteint leur taille définitive.

Des formations prothalloïdes (aposporiques) n'ont été observées que dans un seul cas représenté dans la fig. 100. Alors que sur le

pétiole il y a production de plusieurs bourgeons sporophytiques, au bout du limbe se développe un prothalle.

Dans cette espèce les cellules de la première feuille détachée du reste de la plante, sont capables d'un retour à l'état embryonnaire pour acquérir la totipotentialité. Il y a ainsi une multiplication végétative du sporophyte, formation de bourgeons adventifs, mais non une véritable régénération car ce ne sont pas les parties manquantes de l'individu sectionné qui sont régénérées.

PTERIS AQUILINA L.

En sectionnant la première feuille des plantules développées sur terre de bruyère et en la cultivant ensuite sur le même milieu, nous avons obtenu des résultats analogues à ceux décrits pour *Dryopteris*. Il y a formation d'un ou de plusieurs bourgeons sporophytiques à la base de la feuille sectionnée.

La réaction est à peu près identique lorsque la première feuille, dépourvue de massif initial à sa base, reste unie à la première racine, à cette différence près qu'un seul bourgeon continue à se développer, les autres avortant peu après leur formation.

Le sectionnement de la deuxième feuille, avec ou sans la racine qui lui correspond provoque également la formation de bourgeons adventifs à sa base. Dans ce cas la première feuille qui se différencie dans chaque ébauche présente un aspect semblable à celui de la deuxième feuille normale.

Il y a lieu de remarquer que les expériences de LAWTON sur le pouvoir de régénération des feuilles sectionnées ont été négatives pour cette espèce.

CIBOTIUM SP.

Cette Fougère nous a fourni un excellent matériel pour l'étude du développement de phyllorhizes isolées et pour celle de la régénération dans l'embryon.

En effet, les plantules de *Cibotium* sp se prêtent très bien à la séparation des phyllorhizes, surtout pour les deux premières, et résistent aux infections.

Les feuilles primaires isolées sans aucune trace de massif initial

et cultivées ensuite sur terre humide n'ont donné aucune sorte de régénération ; elles ont pourri après avoir végété pendant deux mois.

Par contre, comme nous l'avons déjà montré (1932), chacune des deux premières phyllorhizes isolées est capable de développement ultérieur même lorsqu'on enlève complètement le massif initial. Lorsque de nouvelles feuilles et de nouvelles racines apparaissent à

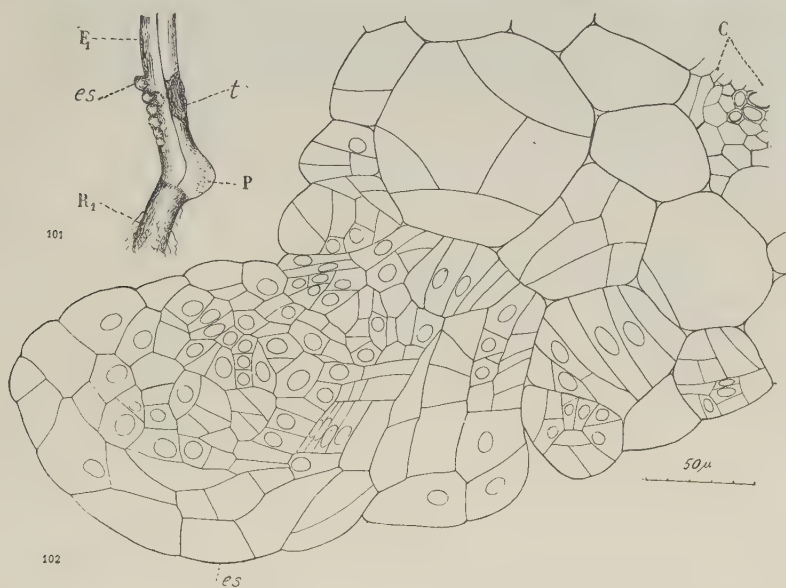


Fig. 101 et 102. — *Cibotium* sp. Fig. 101, régénération de méristème sporophytique chez une phyllorhize isolée du prothalle et dépourvue de massif initial. — F₁, première feuille ; R₁, première racine ; P, pied ; t, trace de la section ; es, ébauche sporophytique. Fig. 102, coupe transversale montrant la participation des cellules corticales à la formation de l'ébauche sporophytique.

l'endroit même de la section on peut penser que le massif initial a été incomplètement enlevé. Mais dans un cas, nous avons constaté la formation de plusieurs proliférations méristématiques du côté opposé à l'ancien massif initial. Ces méristèmes proviennent de cellules épidermiques et corticales qui, passées déjà à l'état définitif, acquièrent les caractères de cellules embryonnaires en se recloisonnant activement (fig. 101 et 102). On peut donc affirmer avec certitude que les régénérats ne dérivent pas uniquement des cellules épidermiques. La plus grande de ces proliférations semble désigner une feuille ; de

courtes trachéides de jonction se différencient entre ce massif et le cylindre central de la caule. Le caractère sporophytique de ce bourgeon ne semble donc pas douteux.

Quant aux autres protubérances méristématiques, plus petites, il est permis de supposer qu'elles auraient également engendré des bourgeons sporophytiques comme c'est le cas chez *Pteris aquilina*.

Régénération chez les embryons sectionnés. — Lorsqu'on opère le sectionnement de la moitié épibasale de l'embryon à un stade où celui-ci dépasse à peine l'aspect globulaire et par conséquent se

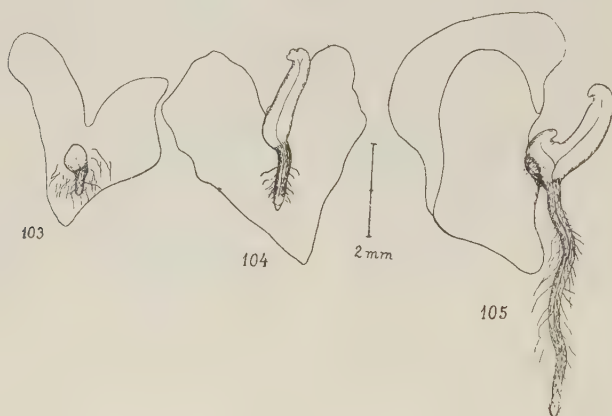


Fig. 103 à 105. — *Cibotium* sp. Jeunes sporophytes provenant d'embryons dont la partie épibasale a été enlevée à un stade qui précède la première vascularisation.

trouve encore enfermé dans l'archégone, on obtient la régénération des organes qui normalement sont engendrés par la partie enlevée.

Le sectionnement de la moitié embryonnaire antérieure est effectué sous le microscope binoculaire, dans les mêmes conditions que pour *Gymnogramme*. Ensuite les prothalles porteurs d'embryons dépourvus de leur moitié antérieure sont remis sur de la terre de bruyère. Comme les cultures sur de la terre ne sont pas aseptiques, beaucoup d'embryons mutilés disparaissent par suite d'infections, mais il en reste toujours une importante proportion qui continuent leur développement. La régénération de la première feuille et du massif initial se fait comme dans *Gymnogramme*. Pendant que la première racine, restée en place, continue son accrois-

sement normal par son point végétatif, à la surface de sectionnement il y a régénération d'un massif méristématique en remplacement de la partie enlevée. Les cellules de la racine et du pied se trouvant immédiatement au-dessous de la surface de sectionnement conservent le caractère embryonnaire et régénèrent ce massif.

Deux semaines après leur mutilation, les jeunes sporophytes se présentent sous des aspects analogues à ceux qu'on voit dans les figures 103 à 105. Leur développement plus ou moins rapide semble être en relation avec la vigueur du prothalle qui leur fournit les matières nutritives.

PELLAEA VIRIDIS (FORSK.) PRANTL

Nous avons montré que dans les cultures sur terre comme dans celles obtenues en solution Knop les embryons nés de l'œuf avortent à des stades plus ou moins avancés et ce sont les embryons apogames qui produisent les plantules. Pour les expériences de régénération nous avons utilisé des plantules apogames obtenues en culture sur milieu Knop.

La première et la deuxième feuille sectionnées sont submergées ensuite dans une solution Knop ou placées sur du coton imbibé de ce liquide. Dans tous les cas, lorsque les cultures n'ont pas été infectées, les organes sectionnés continuent à végéter et produisent des prothalles aposporiques, environ vingt jours après le sectionnement (fig. 106). Ces prothalles sont plus nombreux sur les feuilles détachées avant qu'elles aient atteint leur taille définitive. On obtient des régénérations identiques à partir de fragments de feuilles. Dans tous les cas, les prothalles aposporiques se développent à partir des cellules épidermiques.

Comme dans les plantules de *Pellaea viridis* obtenues en milieu minéral liquide les premières racines peuvent renfermer des chloroplastes dans les cellules corticales, nous avons essayé d'obtenir le développement de ces racines isolées du reste de la plante. Sectionnées et cultivées séparément en milieu Knop, les racines chlorophylliennes se montrent moins résistantes que les feuilles. Toutefois, dans deux cas, nous avons obtenu le développement de prothalles à partir de cellules corticales de ces racines (fig. 107).

Dans tous les cas les prothalles aposporiques de *Pellaea viridis*

ont les mêmes caractères morphologiques que les prothalles issus des spores. Ils peuvent produire des anthéridies et des archégonies mais le sporophyte apparaît toujours par voie apogame.

Les plantules ainsi formées sur ces prothalles ne diffèrent en rien de celles produites par les gamétophytes provenant des spores.

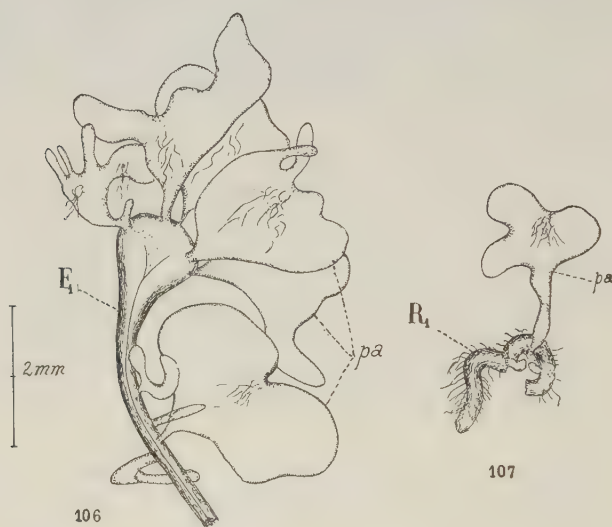


Fig. 106 et 107. — *Pellaea viridis* (Forsk.) Prantl. Production de prothalles aposporiques par la première feuille isolée (fig. 106) et par la première racine également isolée (fig. 107) d'une plantule apogame, cultivées sur milieu de KNOP.

Les feuilles primaires de ces plantules sectionnées et cultivées séparément régénèrent des prothalles aposporiques de manière identique aux cas précédemment envisagés.

III. RÉSUMÉ

Les recherches effectuées sur les phénomènes de régénération chez les plantules et les embryons de différentes Fougères nous ont amené à reconnaître les faits suivants :

Le point végétatif de la tige conserve toujours l'individualité du sporophyte lorsqu'il est porté par une feuille ou une phyllorhize

détachées du prothalle ou lorsqu'il reste seul attaché au gamétophyte avec le pied et la première portion de la tige.

Le sectionnement de la feuille la plus récente d'une plantule provoque la réduction de la feuille suivante et la suppression de la racine correspondante ; par contre, lorsqu'on enlève la racine la plus récente on accélère la différenciation de la racine suivante. Il s'établit ainsi une compensation par les formations nouvelles et non par régénération des organes sectionnés.

La régénération des parties enlevées est possible seulement dans l'embryon ; la moitié embryonnaire hypobasale, restée en place, régénère les organes que produit normalement la moitié antérieure lorsque celle-ci est sectionnée (*Gymnogramme*, *Cibotium*).

Il y a multiplication végétative à partir des fragments sporophytiques dépourvus de massif initial ; la nature des « régénérats » et leur nombre dépendent de l'espèce considérée, de l'âge de l'organe sectionné et de conditions nutritives dans lesquelles se trouvent celui-ci après le sectionnement.

Dans certaines espèces les feuilles primaires, ou fragments de celles-ci pouvant végéter isolément, dans un milieu purement minéral sont capables de régénérer des bourgeons sporophytiques (*Dryopteris parasitica*, *Cibotium sp.*, etc.) ; ces bourgeons qui apparaissent plus vite et en plus grand nombre sur les organes sectionnés à un stade jeune, ont comme origine non seulement des cellules épidermiques mais aussi des cellules corticales, qui subissent un retour à la totipotentialité embryonnaire.

Chez *Gymnogramme sulphurea*, les feuilles primaires, quoique détachées de plantules provenant de zygote produisent toujours des prothalles aposporiques ; ceux-ci ont comme point de départ des cellules épidermiques irrégulièrement disposées sur les deux faces des feuilles ou groupées sur la face inférieure à la manière des spores. Avant la formation des prothalles il peut y avoir un accroissement anormal des lobes foliaires, lorsque les conditions sont favorables, mais il n'y a jamais dans ces cas, régénération de bourgeons sporophytiques.

Ces prothalles aposporiques sont capables d'acquérir l'aspect normal et de former des organes reproducteurs fonctionnels qui produiront des sporophytes normalement constitués. Même en condi-

tions défavorables à la formation de zygotes ils produisent des sporophytes, soit par parthénogénèse soit par apogamie.

Les fragments de plantules apogames de *Pellaea viridis* (feuilles, tige ou racines chlorophylliennes) cultivés isolément produisent des prothalles aposporiques ; ceux-ci sont identiques aux prothalles issus de spores.

Dans les espèces dont les fragments cultivés isolément produisent des bourgeons sporophytiques comme dans celles qui produisent des prothalles aposporiques, tout fragment dépourvu de massif initial, mais reste attaché au prothalle produit de nouveaux sporophytes ; dans ces cas il semble que chacune des cellules des tissus sporophytiques, restés vivants, est capable de retour à la totipotentialité embryonnaire.

RÉCAPITULATION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans le présent mémoire nous avons étudié, principalement, le développement ontogénique des Fougères leptosporangiées dans le but de préciser certains points de ce développement peu ou pas connus et d'examiner, à la lumière des faits, la valeur des différentes théories concernant l'organisation et l'évolution du sporophyte.

Pour atteindre le but envisagé nous avons suivi d'une part l'édification du sporophyte à partir du zygote en conditions normales de culture, et d'autre part, nous avons appliqué la méthode expérimentale. L'étude du développement de quelques espèces de Fougères en cultures pures sur milieu minéral liquide nous a permis de reconnaître les limites de la plasticité du jeune sporophyte sous l'action de différents facteurs extérieurs et d'obtenir, pour la première fois, le phénomène d'aposporie chez des plantules provenant de zygote et conservant entièrement leur vitalité. Nous avons également effectué des expériences de mutilation très variées, sur des embryons et des plantules de quelques espèces pour étudier d'une manière plus précise les corrélations des différents organes végétatifs ainsi que leur pouvoir de régénération.

Nous allons rappeler maintenant les principaux faits observés et les conclusions qui s'en dégagent.

I. — *Les premiers cloisonnements du zygote et leur valeur embryogénique.*

a) L'examen de nombreux embryons au stade bicellulaire, chez de nombreuses espèces de Polypodiacées, Parkeriacées, Cyathéacées et Schizaeacées, montre que la première paroi qui apparaît dans l'œuf présente toujours une orientation perpendiculaire à la direction longitudinale du prothalle ou légèrement inclinée vers l'apex de celui-ci, du côté du col de l'archégone. Cette première paroi, appelée paroi basale, apparaît donc comme dans toutes les espèces décrites jusqu'à présent, et partage l'œuf en une moitié antérieure, ou épibasale et une moitié postérieure ou hypobasale ; généralement lorsqu'il y a inégalité la partie postérieure est plus grande et plus vacuolisée.

b) La deuxième segmentation ne s'effectue jamais conformément au schéma classique. Dans un très grand nombre d'embryons examinés au stade tétracellulaire nous avons constaté que la paroi transverse, dite quadrante, est toujours précédée par la paroi médiane, dite octante (*Gymnogramme sulphurea*, *Dryopteris parasitica*, *Aspidium Filix-Mas*, *Lygodium japonicum*) ; cette dernière qui est perpendiculaire à la première et se trouve dans l'axe de l'archégone partage le jeune embryon en cellules quadrants, juxtaposées dans le plan du prothalle ; chacun de ces quadrants au lieu de correspondre à la totalité d'un seul organe représente la moitié de deux organes différents. Dans certains cas très rares (un seul chez *Aspidium Filix-Mas* et quatre chez *Aneimia Phyllitidis*) l'hémisphère épibasal se divise par une paroi médiane, tandis que l'hémisphère hypobasal prend une cloison transverse.

c) La troisième division, perpendiculaire aux deux précédentes, aboutit à la constitution de huit cellules-octants ; parfois il y a inégalité des octants de la partie hypobasale par suite d'une obliquité de la paroi médiane dans cet hémisphère.

d) L'orientation des trois premières divisions reste constante si l'on fait varier l'action des facteurs extérieurs (pesanteur, lumière, milieu liquide). Il peut y avoir seulement inversion dans l'inégalité des deux premiers segments chez les embryons portés par des prothalles submergées. Il est fort probable que la pression du tissu

gamétophytique soit le principal facteur qui détermine l'orientation des premiers cloisonnements (*Pellaea viridis*).

e) A la suite de ces observations il est à peine besoin d'indiquer que la segmentation en quadrants n'a aucune signification dans le déterminisme embryonnaire et que les théories de HOFMEISTER, HANSTEIN, PRINGSHEIM, etc., doivent être définitivement abandonnées.

II. — Le développement des octants et individualisation des organes végétatifs primaires.

a) L'orientation et la succession des divisions dans chacun des octants ne permet pas d'attribuer à ceux-ci une croissance apicale.

b) La séparation de deux disques, l'un épibasal, l'autre hypobasal (« Epibasalglied » et « Hypobasalglied » de VOUK) n'est pas un fait général, car la paroi épibasale ne se forme pas chez *Scolopendrium vulgare*, et la paroi hypobasale ne se produit que très rarement dans la plupart des espèces.

c) Il n'y a pas constitution d'un prisme central octocellulaire (« carré fondamental ») de VOUK qui puisse représenter le cylindre central de la première position de tige ; une telle formation n'aurait été possible que si, au début, les segmentations des octants s'effectuaient parallèlement aux trois divisions primitives de l'œuf, comme l'admettent certains auteurs.

d) Nous avons montré d'une manière précise que la première feuille, chez *Gymnogramme sulphurea* comme d'ailleurs chez plusieurs autres Fougères, tire son origine du développement égal des deux octants antéro-inférieurs, sans qu'il y ait à aucun stade, prédominance de l'un de ceux-ci par la formation d'une initiale typique.

e) La différenciation de l'initiale de la première racine, très précoce, apparaît dans l'un des octants postéro-inférieurs de la manière déjà décrite par les auteurs.

f) L'organe suctorial appelé pied, ne résulte pas uniquement des deux octants postéro-supérieurs, une partie des deux octants antéro-supérieurs participant à sa constitution.

g) L'initiale du point végétatif de la tige ne résulte pas de la croissance apicale de l'un des octants antéro-supérieurs comme on

l'admettait généralement : elle naît dans l'un de ces octants à partir d'une cellule, en forme de pyramide triangulaire renversée, restée en contact avec la paroi médiane jusqu'à un stade où la première feuille et la première racine sont bien développées. Cette initiale, à part sa forme qui seule ne suffit pas à la caractériser, peut être reconnue chez *Gymnogramme sulphurea*, d'après sa structure cytologique ; ailleurs seul son fonctionnement, relativement tardif, peut la définir.

h) L'initiale de la deuxième feuille, qui s'individualise indépendamment de celle du point végétatif de la tige, peut se trouver dans le même octant que celle-ci ou dans l'octant voisin, sans y avoir une position apicale.

i) La manière dont se cloisonnent les octants et l'individualisation des organes montrent que les octants primitifs n'ont aucune signification organogénique.

j) L'orientation des organes végétatifs à l'intérieur de l'archégone se fait indépendamment des facteurs extérieurs (pesanteur, lumière, milieu aquatique). Parfois, chez les embryons portés par des prothalles submergées il y a avortement de l'initiale de la première racine ; cette initiale peut même ne pas se différencier.

III. *Corrélations des organes*

a) Les premiers organes végétatifs de l'embryon se différencient aux dépens du massif cellulaire issu des premiers cloisonnements de l'œuf sans qu'il y ait aucune subordination.

b) L'initiale de la première racine, très précoce dans sa différenciation, et celle de la tige, différenciée beaucoup plus tard, ne se trouvent pas du même côté de la paroi médiane, comme le croyaient certains auteurs. La première racine ne doit pas être considérée comme racine principale, car elle apparaît en relation avec la première feuille et a la même valeur que les racines suivantes.

c) Le pied, ou suçoir, ne peut pas être regardé ni comme « axe primaire avorté » (HOFMEISTER), ni comme « phylle transformée » (CHAUVEAUD), mais comme un organe adaptatif, à valeur morphologique secondaire (BOWER).

d) L'examen d'un très grand nombre de plantules nous permet

d'affirmer qu'il y a typiquement correspondance entre feuilles et racines successives dans toutes les Fougères leptosporangiées, jusqu'à un stade plus ou moins avancé.

e) Les irrégularités qui affectent parfois cette correspondance numérique des feuilles et des racines nous semblent pouvoir s'expliquer, dans la plupart des cas, par un balancement physiologique des deux sortes d'organes. Cette explication résulte, non seulement de l'observation des plantules développées en conditions naturelles, mais aussi de nos expériences de mutilation.

f) Les rapports vasculaires qui s'établissent entre les organes, comme la manière dont ceux-ci s'individualisent, montrent la relation très étroite qui existe entre les feuilles et les racines correspondantes. Les premières trachéides se continuent directement de la première racine à la première feuille et sont ontogénétiquement plus primitives que celles qui se différencient au-dessus du pied entre la racine et le point végétatif de la tige.

g) L'initiale de la tige ne commence à fonctionner comme telle que lorsque la deuxième feuille se trouve déjà à l'état d'ébauche nettement individualisée.

h) Les observations qui précèdent plaident en faveur de la conception de « phyllorhize » sans exclure celle de « primitive-spindle ».

Si l'on tient compte à la fois des premiers stades embryonnaires auxquels s'applique spécialement cette dernière et des stades vasculaires principalement pris en considération dans la conception de « phyllorhize », nous pensons que ces deux théories s'appliquent exactement aux faits dans les conditions indiquées par leurs auteurs pour les Fougères leptosporangiées.

i) Dans les expériences de mutilations effectuées sur les plantules, l'individualité du sporophyte est conservée tant que l'on respecte le massif initial. L'enlèvement d'un organe est suivi alors d'une compensation par des formations nouvelles et non par régénération de cet organe.

La destruction du massif initial entraîne la formation d'individus nouveaux soit par développement de bourgeons sporophytiques adventifs, soit par production de prothalles aposporiques.

C'est au contraire une véritable régénération des organes enlevés qui se produit si on mutile l'embryon lui-même.

IV. Le phénomène d'aposporie.

a) Nous obtenons la formation des prothalles aposporiques sur des fragments de plantules apogames (feuilles primaires, tige et racine chlorophylliennes) de *Pellaea viridis*, cultivés isolément en milieu purement minéral. Ces prothalles ont comme origine des cellules épidermiques pour les fragments de tige ou de feuilles, ou de cellules corticales pour les racines.

b) Le développement de prothalles aposporiques, se produit également chez *Gymnogramme sulphurea*, sur les feuilles primaires de plantules provenant de l'œuf sectionnées et cultivées isolément. Dans cette espèce les cellules épidermiques produisant les prothalles aposporiques peuvent être groupées à la manière des sporanges.

c) Nous obtenons, pour la première fois, le phénomène d'aposporie chez les plantules provenant de zygotes et restées entièrement vivantes, en submergeant les prothalles de *G. sulphurea* après la formation de l'œuf ; on constate un arrêt corrélatif de l'édification du sporophyte. Ces plantules développées au sein du liquide nutritif, sont capables de reprendre leur évolution sporophytique si elles sont placées en conditions normales. Nous apportons ainsi la preuve, tant cherchée par GOEBEL et ses élèves, que, expérimentalement, le phénomène d'aposporie obtenu par eux seulement sur des fragments de jeunes sporophytes cultivés isolément, est provoqué par des conditions de nutrition défavorables à l'édification normale du sporophyte.

d) Une autre preuve en faveur de cette explication nous a été fournie par le fait que, chez *G. sulphurea*, tout fragment sporophytique si réduit qu'il soit, mais resté attaché au prothalle, produit des sporophytes alors que des fragments même beaucoup plus importants (telle une phyllorhize cultivée isolément) produisent toujours des prothalles aposporiques.

e) Il ne semble pas qu'on puisse attribuer cette « hétéromorphose » à l'absence d'une substance morphogénétique fournie par le prothalle en même temps que les matières nutritives, puisque les formations aposporiques apparaissent même chez les plantules restées attachées au prothalle, lorsque celui-ci est submergé.

f) Les prothalles aposporiques de *Pellaea viridis* provenant de

plantules apogames sont identiques à ceux qui se développent à partir des spores. Il y a formation d'organes reproducteurs fonctionnels sur ces prothalles, mais le sporophyte se produit, comme toujours dans cette espèce, par voie apogame. En cultivant isolément des fragments de ce sporophyte on obtient la même réaction que dans le cas des fragments de plantules produites par les prothalles issus des spores.

g) Les prothalles aposporiques produits par les plantules de *G. sulphurea* provenant de zygotes, ainsi que les gamétophytes produits par les feuilles primaires de celles-ci ont les mêmes caractères morphologiques que les prothalles issus des spores ; ils produisent comme ceux-ci des anthéridies et des archégonies fonctionnels. Les sporophytes formés sur ces prothalles à l'intérieur des archégonies semblent identiques à ceux produits par des prothalles normaux.

V. Le phénomène d'apogamie.

L'étude du développement de *Pellaea viridis*, espèce normalement apogame, nous a fourni l'occasion d'observer que, non seulement les organes reproducteurs portés par la plupart des prothalles sont fonctionnels, mais qu'il y a formation d'embryons à partir des zygotes, en même temps que le développement d'ébauches sporophytiques à partir des cellules végétatives du prothalle. Ces ébauches produisent toujours des plantules, alors que les sporophytes formés à l'intérieur des archégonies avortent à des stades plus ou moins avancés. Nous obtenons ainsi la preuve que le phénomène d'apogamie, dans certains cas tout au moins se produit indépendamment des facteurs extérieurs.

Nous obtenons le phénomène d'apogamie chez les prothalles aposporiques de *Gymnogramme sulphurea*. Ce fait semble témoigner du caractère diploïde de ces prothalles car les gamétophytes issus des spores, cultivés dans les mêmes conditions, ne produisent pas des embryons apogames.

BIBLIOGRAPHIE

1932. ABELOOS (Marcel). — La régénération et les problèmes de la Morphogénèse. Ed. Gauthier-Villars 1932.
1911. ALLEN (R.-F.). — Studies in Spermatogenesis and Apogamy in Ferns. *Trans. Wisc. Acad. Sci.* XVII. p. I-44, 1911.
1893. ATKINSON (Geo. F.). — Unequal segmentation and its significance in the primary division of the embryo of Ferns. *Bull. Torr. Bot. Club*, XX, p. 405. 1893.
1893. ATKINSON (Geo. F.). — Two perfectly developed embryos on a single prothallium of *Adiantum cuneatum*, idm. p. 407, 1893.
1894. ATKINSON (Geo. F.). — The study of the Biology of Ferns, by the collodion method. Macmillan 1894.
1876. ARCANGELI (G.). — Sulla *Pilularia* et *Salvinia*. *Nuovo Giornale Bot. Ital.* VIII, p. 320, 1876.
1878. DE BARY (A.). — Ueber apogame Farne. *Bot. Zeit.*, 1878.
1875. BAUKE. — Prothallium der Cyatheaceen. *Jahrb. für wiss. Bot.* X, 1875.
1876. BAUKE. — Keimungsgeschichte der Schizaeaceen. *Ibid.* XI, 1876.
1922. BECQUEREL (P.). — La découverte de la Phyllorhize. *Rev. Gén. des Sciences*, 22 Février 1922.
1931. BECQUEREL (P.). — Développement de la Fougère mâle en culture pure aseptique à partir de la spore. *C.R. Acad. des Sciences*, Paris T. 192 p. 1265, 1931.
1932. BEYERLE (R.). — Untersuchungen über Regeneration von Farnprimärblättern. *Pflanz.*, 16, pp. 622-665.
1842. BISCHOF. — Handbuch bot. Terminologie. Bd. II, p. 640. Nürnberg, 1842.
1909. BLACK (Caroline A.). — The dev. of the imbedded antheridium in *Dryopteris stipularis* and *Nephrodium molle*. *Bull. Torr. Bot. Club*, 36, pp. 557-571. 1909.
1900. BOODLE. — Comparative anatomie of Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae : Hymenophyllaceae. *Ann. of Bot.* XIV. p. 455, 1900.
1901. BOODLE. — Schizaeaceae. *Ibid.* XV, pp. 359-422, 1901.
1901. BOODLE. — Gleicheniaceae. *Ibid.* XV, pp. 703-747, 1901.
1885. BOWER (F.-O.). — On apospory in Ferns. *Journ. Linn. Soc.* XXI, 1885.

1887. BOWER (F.-O.). — Apospory and allied phenomena. *Trans. of the Linnaean Soc.* Second ser., Bot., vol. II, p. 301, 1887.
1890. BOWER (F.-O.). — Note on attempts to induce aposporous developments in Ferns. *Ann. of Bot.* IV, p. 168, 1890.
1899. BOWER (F.-O.). — Comparative examination of the meristems of Ferns. *Ann. of Bot.* 1889.
1908. BOWER (F.-O.). — The origine of a land Flora. Macmillan et C^o. London, 1908.
1922. BOWER (F.-O.). — The Primitive Spindle as a Fundamental Feature in the Embryology of Plants. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. XLIII, 1922-1923.
1923. BOWER (F.-O.). — The Ferns. Vol. I, Cambridge, 1923.
1923. BROWN (E.-D. Wüist). — Apogamy in *Phegopteris polypodioides*. *Bull. Torrey Bot. Club* 50, p. 17-34, 1923.
1921. BUGNON. — Quelques critiques à la théorie de la Phyllorhize. *Bull. Soc. Bot. de France*, 68, p. 495, 1921.
1921. BUGNON. — L'origine phylogénétique des Plantes vasculaires d'après Lignier. *Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 196, 1921.
1924. BUGNON. — Nouvelles remarques sur la th. de la phyllorhize. *Bull. Soc. Linn. Norm.* 7^e série, 7^e vol. 1924.
1887. CAMPBELL (D.-H.). — The developement of the Ostrich Fern. *Mém. Boston Soc. Nat. Hist.*, IV, p. 17, 1887.
1888. CAMPBELL (D.-H.). — The developement of *Pilularia globulifera*. *L. Ann. of Bot.* II, pp. 233-264, 1888.
1892. CAMPBELL (D.-H.). — On the Prothallium and Embryo of *Marsilia vestita*. *Proc. of the California Acad. of Sci.* 1892.
1905. CAMPBELL (D.-H.). — The Structure and Developement of Mosses and Ferns. Macmillan. New-York 1905.
1901. CELAKOWSKY (L.). — Die Gliederung der Kaulom. *Bot. Zeit.*, 1901.
1905. CHANDLER (S.-E.). — On the arrangement of the vascular strands in the seedlings of certain leptosporangiate Ferns. *Ann. of Bot.* vol. XIX, p. 365, 1905.
1904. CHAUVEAUD (G.). — Sur le développement des Cryptogames vasculaires. *C. R. Acad. Sc. Paris* 22 fév. 1904.
1906. CHAUVEAUD (G.). — Formation de la tige chez les Cryptogames vasculaires. *Bull. Soc. Bot. de France*, T. LIII, pp. 208-215, 1906.
1911. CHAUVEAUD (G.). — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 9^e série, pp. 118-436.
1914. CHAUVEAUD (G.). — La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les plantes vasculaires *C.R. Acad. des Sc. T.* 158, 1914.
1921. CHAUVEAUD (G.). — La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. Payot et C^{ie}, Paris 1921.
1924. CHAUVEAUD (G.). — Sur les tentatives répétées d'altération de la phyllorhize. *Bull. Soc. Bot. de France*, T. 71, p. 289, 1924.
1924. CHAUVEAUD (G.). — La tige est une formation plus ou moins complexe qui résulte de la coalescence des caules plus ou

- moins nombreuses. *Bull. Soc. Bot. de France*. T. **71**, pp. 580-589. 1924.
1925. CHAUEAUD (G.). — Sur les conséquences facheuses des séparations arbitraires en embryogénie. *Bull. Soc. Bot. de France*.
1930. CHAUEAUD (G.). — Les objections formulées contre la phyllorhize ne sont pas justifiées. *Revue Générale de Bot.* 1930.
1875. CONWENTZ (H.). — Beitrag zur Kenntniss des Stammeskelets einheimischer Farne. *Bot. Zeit.* 1875.
1927. DAVY DE VIRVILLE (Adrien). — L'action du milieu chez les Mousses. *Thèse*, Paris, 1927.
1924. DAUPHINÉ (A.). — Premiers résultats de la séparation expérimentale en deux phyllorhizes d'embryons dicotylés. *C.R. Acad. des Sc.* CLXXVIII, p. 1.207, 1924.
1905. DIGBY (L.). — Preliminary Note on Apospory. *Proc. Roy Soc.*, 76 B., pp. 463-468.
1920. DOUIN (R.). — Recherches sur les Marchantiacées. *Thèse*. Paris, 1920.
1856. DUVAL-JOUE. — Étude sur le pétiole des Fougères. Hagenau 1856.
1921. EMBERGER (L.). — Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. *Thèse*, Paris 1921.
1918. ERNST (A.). — Bastardierung als Ursache de Apogamie. Jena. 1918.
1874. FARLOW. — Ueber ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflänzchen an Farnprothallien. *Bot. Zeit.*, 1874.
1903. FARMER (J.-B.), MOORE (J.-E.-S.), DIGBY (L.). — Cytology of Apogamy and Apospory. I Preliminary Note on Apogamy. *Proc. Roy. Soc.* LXX, pp. 453-458. 1903.
1907. FARMER (J.-B.) and DIGBY (L.). — Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. *Ann. of Bot.* XXI, pp. 161-199, 1907.
1884. GÉRARD (R.). — Recherches sur le passage de la racine à la tige.
1877. GOEBEL (K.). — Entwicklung des Embryo von *Gymnogramme leptophylla*. *Bot. Zeit.*, pp. 689-690. 1877.
1907. GOEBEL (K.). — I Künstlich herfergerufene Aposporie bei Farnen. *Sitz.-Ber. der k. bayer. Akad. der Wiss.* math. physik. Klasse, Bd. XXXVII, 1907.
1908. GOEBEL (K.). — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. B.G. Teubner. Berlin. 1908.
1928. GOEBEL (K.). — Über die Einwirkung des Lichtes auf die Flächenentwicklung der Farnprothallien. *Rec. Trav. bot. Neerland*, pp. 122-128, 1928.
1930. GOEBEL (K.). — Organographie des Pflanzen. T. II, Bryophyten-Pteridophyten.
1933. GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — *Traité de Cytologie*. Ed. Lefrançois, Paris 1933.
1865. HANSTEIN (J.). — Die Befruchtung und Entwick. der Gattung *Marsilia*. *Jahrb. für Wiss Bot.* IV 1865, pp. 197-260, pl. 10-14. 1865.
1866. HANSTEIN (J.). — *Pilularia globulifera cum Marsilia comparata*.

1924. HAYES (Miss D.-W.). — Some studies of apogamy in *Pellaea atropurpurea*. *Trans. Am. Micro. Soc.* 43, pp. 119-135, 1924.
1910. HEILBORN (A.). — Apogamie, Bastardierung und Erbliehkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. *Flora*, 101, pp. 1-42, 1910.
1849. HOFMEISTER (W.). — *Bot. Zeit.* 1849.
1851. HOFMEISTER (W.). — Vergleichende Untersuchungen. Leipzig. 1851.
1857. HOFMEISTER (W.). — Beiträge zur Kenntniss der Gefasskryptogamen II. p. 607.
1862. HOFFMEISTER (W.). — On the germ. dev. and fruct. of the Higher Cryptogamma and on the fruct. of the Coniferae. London. 1862.
1875. JANCZEWSKI et ROSTAFINSKI. — Prothalle de l'Hymenophyllum. *Mém. de la Soc. de Cherbourg*. 1875.
1827. KAULFUSS. — Das Wessen der Farn-krauter. p. 61. Leipzig, 1827.
1875. KIENITZ-GERLOFF. — Über die genetischen Zusammenhang der Moose mit der Gefäscopytogamen und Phanerogamen. *Bot. Zeit.* 1876.
1878. KIENITZ, GERLOFF. — Untersuchungen über die Entwick. der Laubmooskapsel und die Embryoentwick. einiger Polypodiaceen. *Bot. Zeit.* 1878.
1916. KLEBS (G.). — Zur Entwickelungs. Physiologie der Farnprothallien. *Sitzungber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. Abt. B.* 1916.
1920. KOHLER (E.). — Farnstudien. *Flora*, 113, 1920.
1874. KNY. — Keimungs und Entwicklungsgeschichte von *Ceratopteris*. *Nova-Acta d. K. Acad.* XXXVII, 1874, p. 385.
1875. KNY. — Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an *Ceratopteris thalictroides*. — *Nova-Acta*, Bd. XXXVII.
1889. LACHMANN (J.-P.). — Contributions à l'Histoire naturelle de la racine des Fougères. *Ann. Soc. Bot. de Lyon*, 1889.
1898. LANG (W.-H.). — On apogamy and the development of sporangia upon Fern prothali. *Phil. Transact. of Roy Soc. London*, Série B, vol. 190, pp. 187-234, 1898.
1932. LAWTON (Elva). — Regeneration and induced polyploidy in Ferns. *Amer. Journal of Botany*, vol. XIX, pp. 303-333, Avril 1932.
1890. LECLERC DU SABLON. — Recherches sur la formation de la tige des Fougères. *Ann. Sc. Nat.* XI, 1890.
1878. LEITGEB. — Zur Embryologie der Farne. *Sitzungsb. d. K. Akad.* Wien, 1878.
1879. LEITGEB. — Studien über Entwick. der Farne. *Sitzungsb. d. K. Akad.* Wien. LXXX, 1879.
1885. LEITGEB. — Die Sprossbildung an apogamen Farnprothallien. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 1885.
1920. LITARDIÈRE (R. de). — Recherches sur l'élément [chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. *La Cellule* XXXI, 1920.

1907. MARCHAL (Elie et Emile). — Aposporie et Sexualité chez les Mousses. I *Bull. Acad. Roy. Belg. cl. Sci.*, pp. 765-789, 1907.
1909. MARCHAL (Elie et Emile). — Aposporie et Sexualité chez les Mousses. II *Bull. Acad. Roy. Belg. cl. Sci.*, pp. 1.249-1.288, 1909.
1911. MARCHAL (Elie et Émile). — Aposporie et Sexualité chez les Mousses. III *Bull. Acad. Roy. Belg. cl. Sci.*, pp. 750-776, 1911.
1850. MERCKLIN (V.). — Beobachtungen am Prothallium der Farnkrauter. Petersbur. 1850.
1650. METTENIUS. — Beiträge zur Botanik. Frankfort, p. 18.
1699. MORISON. — Historia plantarum. Oxford III, p. 55.
1915. MOTTIER (D.-M.). — Beobachtungen über einige Farnprothallien mit bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie. *Jahrb. für wiss. Bot.* LVI, 65-84, 1915.
1931. MOTTIER (D.-M.). — Development of sex organs of Ferns prothallia under prolonged cultivation. *Bot. Gaz.* 92, 1931.
1844. NAGELI. — Zeitschrift für wiessensch. Botanik. Zurich. p. 168.
1914. NAGAI (Isaburo). — Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. *Flora*, pp. 281-330, 1914.
1913. PAGE (L.). — Some peculiar fern prothallia. *Bot. Gaz.* 50, pp. 49-58, 1910.
1908. PERRIN (G.). — Cultures de prothalles de Fougères. *Thèse*, Paris, 1908.
1925. PICKETT (F.-L.), and MILDRED (Manuel E.). — Développement of prothallium and apogamous embryo in *Pellaea glabella* Mett. *Bull. Torrey Bot. Club.* 52, pp. 507-514, 1925.
1927. PICKETT (F.-L.) and LEWISS (A.-T.). — The gametophytic dev. of certain Ferns : *Polypodium vulgare*, var. *occidentale* and *Pellaea densa*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 54, pp. 249-255, 1927.
1879. PRANTL (K.). — Ueber der Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien. *Bot. Zeit.* pp. 697 et 713, 1879.
1863. PRINGSHEIM. — Zur Morfologie der *Salvinia natans*. *Jahrb. für wiss. Bot.* III.
1926. REINSHOLD (R.). — Über regenerative Sprossbildungen bei *Adiantum capillus veneris* L. *Mitt. Inst. Allg. Bot.* Hamburg, 6, 1926.
1926. ROGERS (L.). — The development of the archegonium and the fertilization of *Lygodium palmatum*. *La Cellule.* T. XXXVIII, pp. 327-352, 1926.
1879. SADEBECK (R.). — Handbuch der Botanik. Schenk. T. I, pp. 231-235, 1879.
1850. SCHACHT. — *Linnaea B.* XXII, 1850, p. 753.
1911. SCHLUMBERGER (Otto). — Familien merkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen. *Flora*, Bd. 102, pp. 383-414, 1911.
1898. SHAW (W.-R.). — The fertilization of *Onoclea*. *Ann. of Bot.* XII; pp. 261-285, 1898.
1915. STEIL (W.-N.). — Apogamy in *Nephrodium hirtipes*. *Bot. Gaz.* LIX pp. 254-255, 1915.

1924. SOUÈGES (R.). — Développement de l'embryon chez le *Sagina procumbens* L. *Bull. Soc. Bot. de France*. T. 71, pp. 590 à 614, 1924.
1932. SOUÈGES (R.). — Analyse micrographique. 240 p. Vigot Frères Paris, 1932.
1918. STEIL (W.-N.). — Studies of some new cases of apogamy in Ferns. *Bull. Torr. Bot. Club*. 45.
1919. STEIL (W.-N.). — A study of Apogamy in *Nephrodium hirtipes*. *Ann. of Bot.* pp. 109-129, 1919.
1918. STEPHENS (E.-L.) and SYKESS (M.-G.). — Preliminary Note on Apogamy in *Pteris droogmantiana*. *Ann. of Bot.* XXIV, p. 487, 1910.
1918. STOKEY (Alma G.). — Apogamy in the *Cyathea*. *Bot. Gaz.* pp. 97, 208, 1918.
1930. STOKEY (Alma G.). — Prothallia of the Cyatheaceae. *Bot. Gaz.* 90, pp. 1-45, 1930.
1848. SUMINSKI LESZYC. — Zur Entwicklungs geschichte der Farnkrauter. Berlin.
1907. TANSLEY (A.-C.). — The evolution of the Filicinean vascular system. *New Phytologist*, vol. VI, 1907.
1930. TRONCHET (A.). — Recherches sur les types d'organisation les plus répandus de la plantule des Dicotyledones. *Archives de Botanique*. T. IV. Mém. n° 1, 1930.
1891. VAN TIEGHEM. — Traité de Botanique.
1931. VLADESCO (A.). — Observations sur le développement de *Scolopendrium vulgare*. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 22 fév. 1931.
1931. VLADESCO (A.). — Polyembryonie chez les Fougères. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 78, p. 1931.
1932. VLADESCO (A.). — Essai d'organogénie expérimentale chez le Fougères. *Bull. Soc. Bot. de France*. T. 79, p. 236-239, 1932.
1932. VLADESCO (A.). — Sur les premiers cloisonnements du zygote des Fougères leptosporangées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 195, p. 1.445, 1932.
1933. VLADESCO (A.). — Sur le développement des octants dans l'embryon des Fougères leptosporangées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 196, p. 1.241, 1933.
1934. VLADESCO (A.). — Cultures expérimentales de Fougères ; prothalles aposporiques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 199, p. 220, 1934.
1877. VOUK. — Die Entwick. des Embryo von *Asplenium Shepherdii*. *Sitzungsb. d. K. Akad. der Wiss. Wien*. LXXVI, 1877.
1854. WIGAND. — Botanische Untersuchungen. p. 551. Brauswig
1907. WORONIN-WESSELOWSKA (H.). — Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. *Berr. d. Deutsch Bot. Ges.* XXV, p. 85, 1907.
1908. WORONIN-WESSELOWSKA (H.). — Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. *Flora*, 98, pp. 101-162, 1908.
1908. YAMANOUCI (S.). — Apogamy in *Nephrodium*. *Bot. Gaz.* XLV, pp. 289-319, 1908.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.	7
Matériel et Technique.	11

PREMIÈRE PARTIE

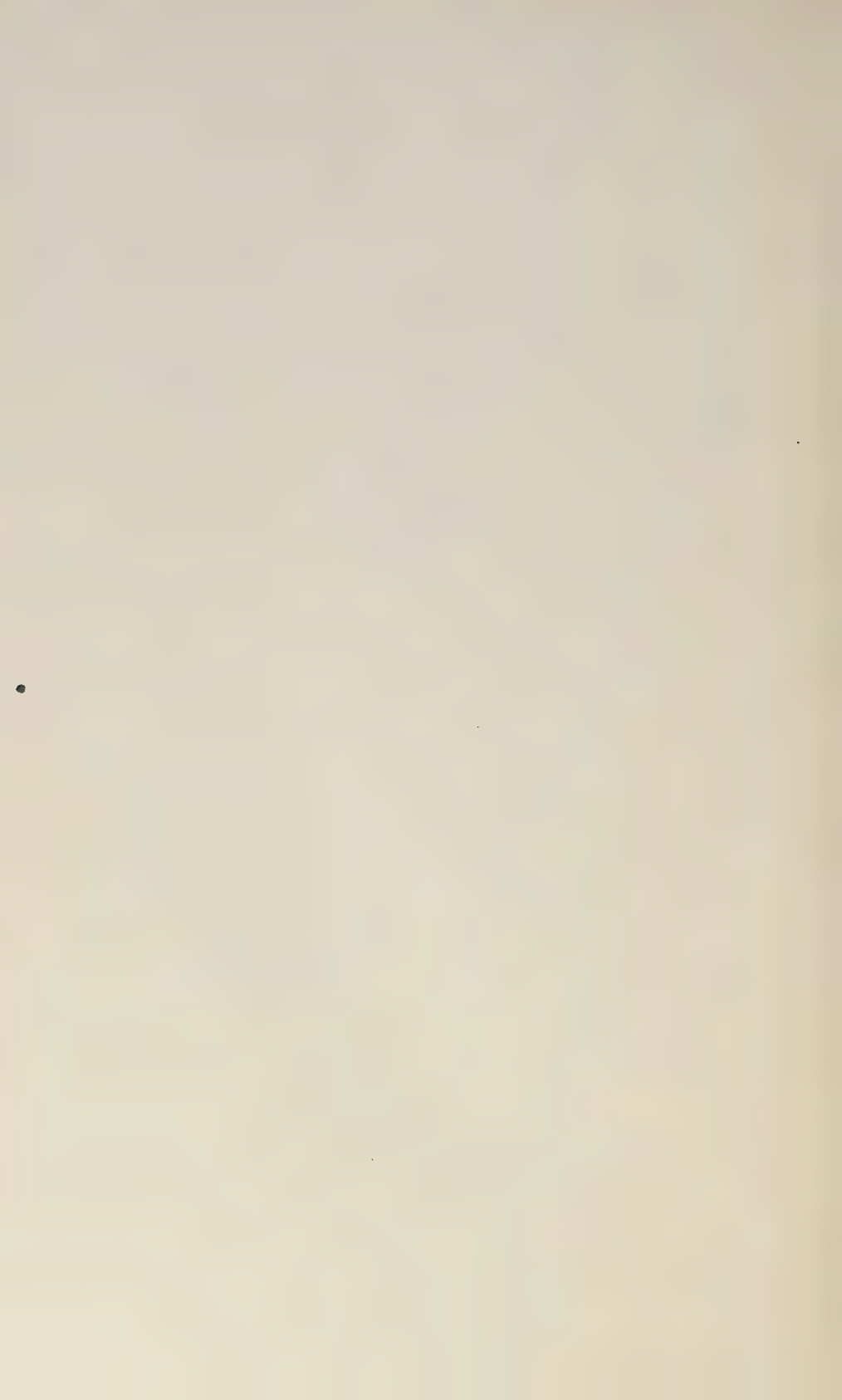
Développement ontogénique du sporophyte en conditions normales.

CHAPITRE PREMIER. — <i>Développement de l'embryon.</i>	
I. — Historique.	15
II. — Recherches personnelles.	25
III. — Résumé.	57
CHAPITRE II. — <i>Développement de la plantule.</i>	
I. — Historique.	60
II. — Recherches personnelles.	63
III. — Résumé.	77

DEUXIÈME PARTIE

Recherches expérimentales.

CHAPITRE PREMIER. — <i>Développement ontogénique du sporophyte en conditions expérimentales.</i>	
I. — Historique.	79
II. — Recherches personnelles.	82
III. — Résumé.	97
CHAPITRE II. — <i>Les phénomènes de régénération provoqués au cours de l'ontogénèse.</i>	
I. — Historique.	99
II. — Recherches personnelles.	102
III. — Résumé.	126
RÉCAPITULATION et CONCLUSIONS GÉNÉRALES.	128



DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

**Rapports entre la réduction chromatique et l'alternance des
générations chez les Cryptogames vasculaires et les
Muscinées.**

Vu et approuvé :

Paris le 28 juin 1934

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Ch. MAURAIN

Vu et Permis d'Imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY

NEMOURS. — IMPRIMERIE ANDRÉ LESOT.

IMPRIMERIE
ANDRÉ LESOT
3, rue des Pliants, 3
NEMOURS (S.-&-M.)

et
10, rue de l'Éperon, 10
— PARIS (VI^e) —
